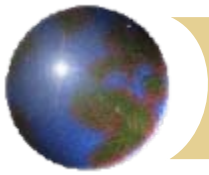




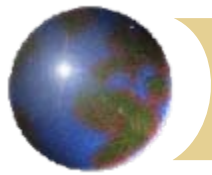
作物营养生态学





1引言

- 养分:植物生长的重要限制因子;
- 不同植物从土壤中获取养分的能力存在着明显的差异。如植物从钙质土壤中吸收铁 (Fe)、磷酸盐或其他离子的能力差异很大;
- 某些土壤中铝、重金属及氯化物的浓度有可能达到致毒水平,但有些植物具有遗传适应性,可在这些环境中生存。但这并不意味着金属植物需要高浓度的重金属或盐生植物要求高浓度的盐才能生存。这些植物在没有这些不利因素的环境中生长的更好。它们之所以能在极端的环境下生存,一方面是因为它们能抵抗这种不利因素,而其他植物则不行;另一方面是由于在矿质和盐浓度没有达到致毒水平的环境中,金属植物和盐生植物普遍没有其他植物长的好。



2 养分获取

2.1 土壤养分

● 2.1.1 养分供应速率

土壤中养分的供应速率基本上制约着植物的养分获取速率。而土壤的养分水平与其母质有关，花岗岩抵御风化，磷和阳离子浓度普遍比石灰石低。各种生态因子（气候、植物、地形、表土年龄等）强烈影响风化速率及淋洗损失速率，从而影响母质与养分有效性的关系。

土壤pH值是决定土壤养分有效性的一个主要因子。土壤酸化，硫酸根离子易被淋洗流失，为了达到电荷平衡，移动性矿质阳离子（如钾、钙、镁）也随之流失，结果只剩下大量的氢离子和铝离子。

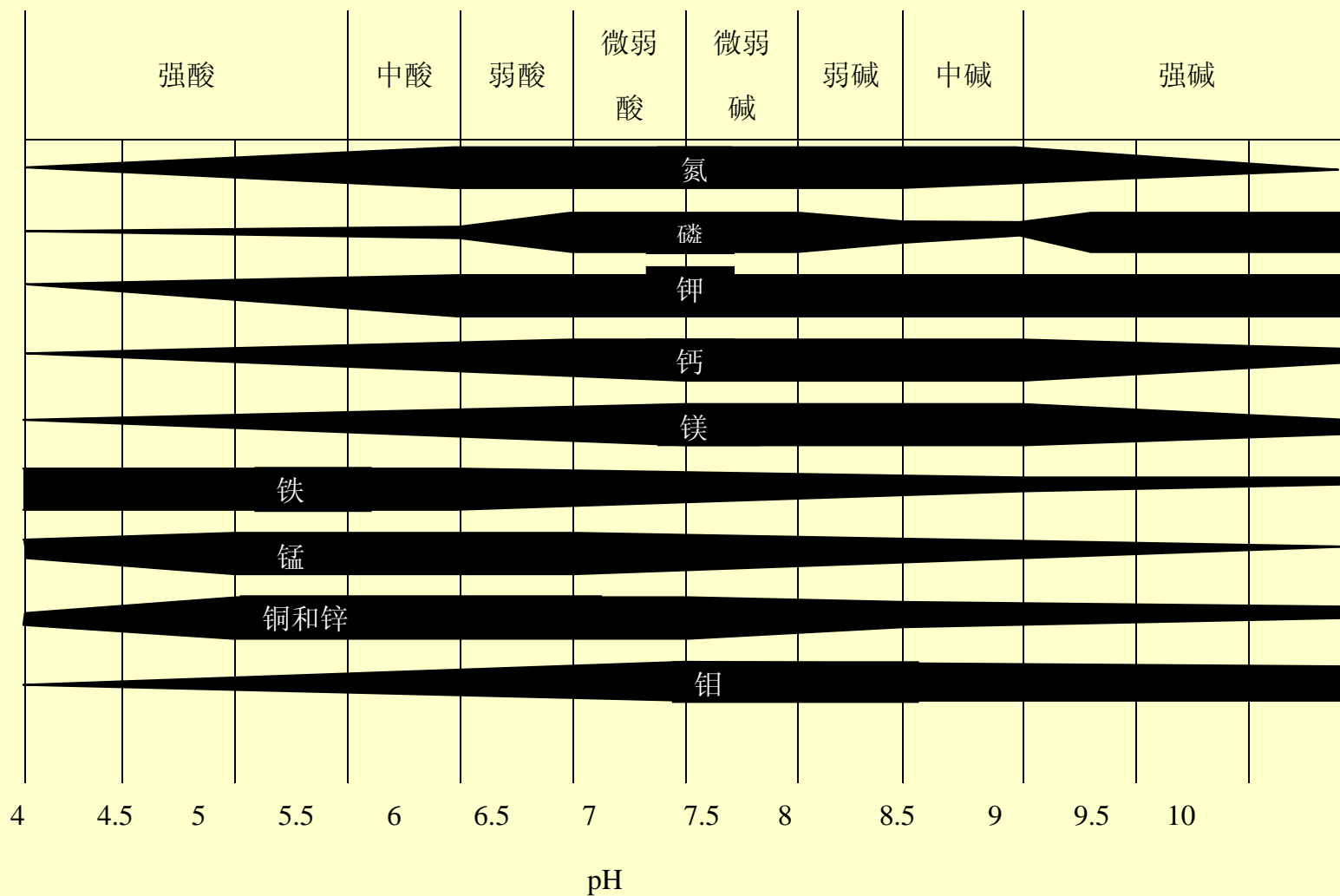
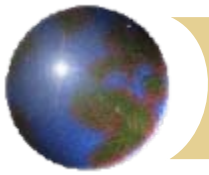


图 7-1.土壤 pH 和部分离子有效性的关系



- 有机物中氮的再循环是土壤可溶性养分的主要直接来源（见表）。
- 可溶性阳离子如钾和钙会从死有机体中流失，而有机束缚型养分如氮和磷在腐化分解后释放。植物释放出磷酸盐或微生物磷酸脂酶打开磷脂键释放磷酸盐。氮从死有机体释放后，产生可溶性有机氮，或进一步分解为铵。铵可经亚硝酸盐氧化成硝酸盐（硝化），而硝酸盐可再转化为气态氮（反硝化作用）(见图)。这些步骤的速度决定于温度和土壤条件（如pH值和氧化还原势）。

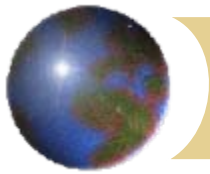
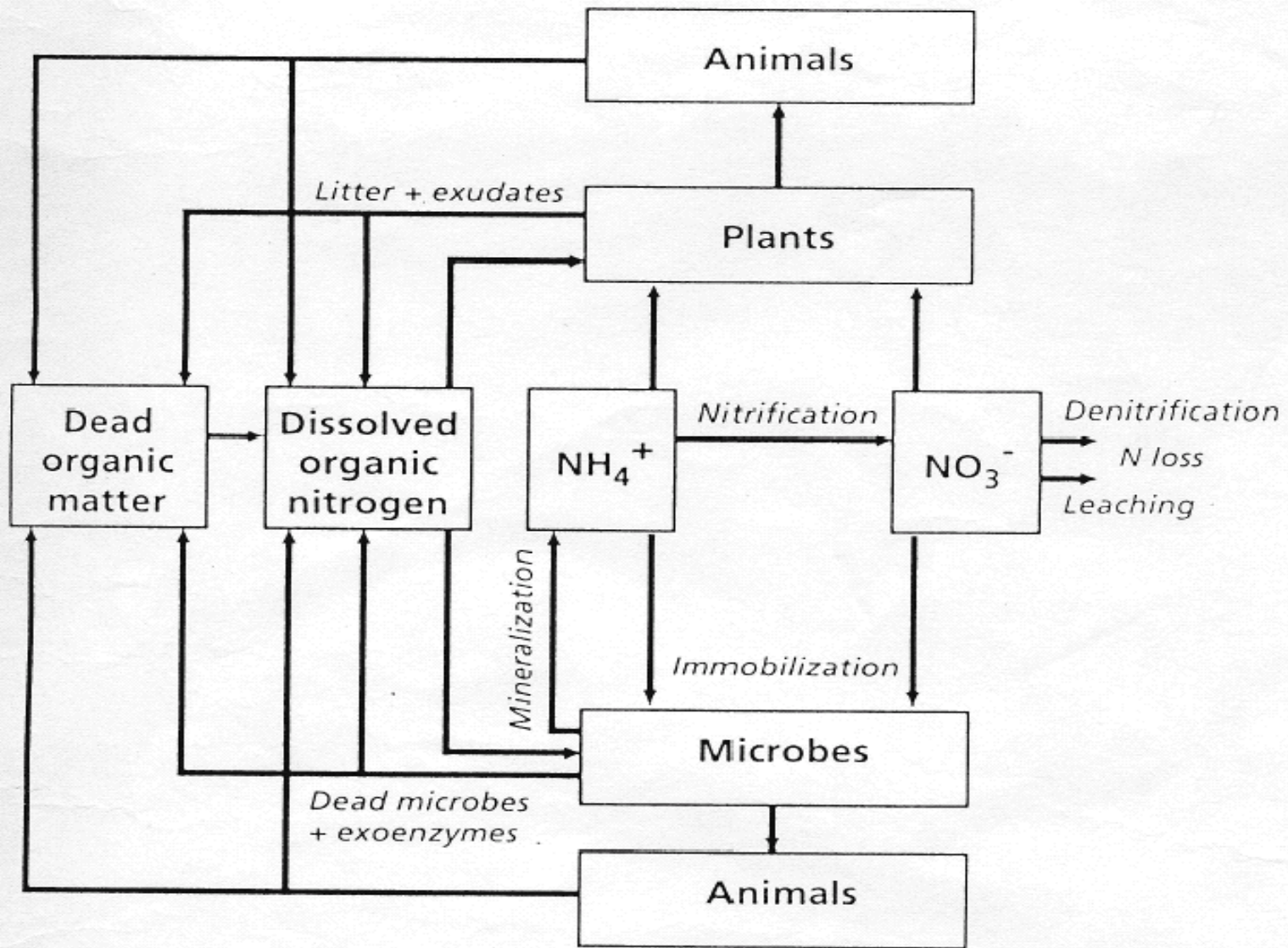
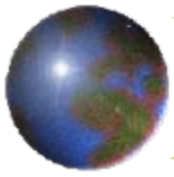


表 7-1. 进入土壤的主要有效养分来源

养分	植物养分来源（占总数的%）		
	大气	风化	再循环
温带森林			
N	7	0	93
P	1	<10?	>89
K	2	10	88
Ca	4	31	65
北极冻土带			
N	4	0	96
P	4	<1	96



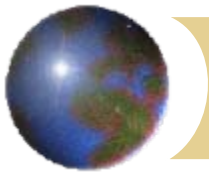


2.1.2 养分向根表运动

- 截获：根系生长时，要截获某些养分。但截获的量要比根所含的量低。
- 集流：蒸腾作用引起大量养分以集流的方式从土块运输到根表。集流输送离子到根表的量决定于土壤溶液中该离子的浓度（见表）。

表7-2.根系截获、集流和扩散对玉米和冻土带藁属植物生态系统养分供应的意义

养分	不同途径提供的大致数量			
	作物吸收的量	根系截获量	集流	扩散
玉米				
氮	190	2	150	38
磷	40	1	2	37
钾	195	4	35	156
钙	40	60	165	0
镁	45	15	110	0
硫	22	1	21	0
铜	0.1	—	0.4	—
锌	0.3	—	0.1	—
硼	0.2	—	0.7	—
铁	1.9	—	1.0	—
锰	0.3	—	0.4	—
钼	0.01	—	0.02	—
冻土带藁属植物生态系统				
氮	22	—	0.1	21.9
磷	1.4	—	0.01	1.4
钾	9.7	—	0.6	9.1



- 浓度差：养分移动量小于根系的吸收作用，根表养分浓度就下降，即形成了浓度梯度，推动离子扩散到根部（如磷和钾）。
- 一些离子通过集流输送的量比根所需求的要多（如钙），从而使根表离子骤增（如硫酸钙）。
- 从土粒到根表的离子扩散决定于浓度梯度和扩散系数。不同的土壤类型扩散系数不同，养分离子之间扩散系数的差异可达3个数量级（表）。
- 硝酸盐和钾的扩散系数相当大，而锌和无机磷的扩散系数非常低。
- 土壤黏土含量影响扩散系数。氮和磷是经常限制植株生长的两种养分，集流通常无法供应足够的量满足植株需求；扩散制约着氮和磷对植株的供应，特别是在自然生态系统，因为它的土壤溶液浓度一般远远低于农业土壤（表7-4）。



表 7-3.潮湿土壤中铁离子扩散系数的通常值*

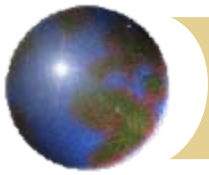
离子	扩散系数 (m^2s^{-1})
Cl^-	$2-9 \cdot 10^{-10}$
SO_4^{2-}	$1 \cdot 10^{-10}$
NO_3^{2-}	$1-2 \cdot 10^{-10}$
H_2PO_4^-	$0.3-3.3 \cdot 10^{-13}$
K^+	$1-28 \cdot 10^{-12}$

*数值范围指不同土壤类型的数值



五种缺磷土壤上根表面积不同的植物在不同供磷水平下相对于磷供应充足条件下的植株产量

植物种	根直径 (mm)	根毛		不同供磷水平下的平均重量 mg			
		频率	长度 mm	0	15	45	135
<i>Podocarpus totara</i>	>1.0	无	--	31	31	40	100
<i>Coprosma robusta</i>	0.2—0.3	少	0.2	4	4	7	100
<i>Leptospermum scoparium</i>	0.15-0.2	中等	<1	16	26	62	100
<i>Solanum nigrum</i>	0.15-0.2	多	1	1	4	25	100
<i>Lolium perenne</i>	>0.1	多	1	101	--	--	100



- 水分：水分不足，扩散速率降低，在-0.01与-1.0Mpa水势范围内，离子的移动性会降低两个数量级，但并不抑制多数植物对水分的吸收(图)。
- 在养分吸收程中，扩散往往是一个限速步骤，降低水的有效性会极大地阻碍植物生长。以下两个证据表明这是缺水限制植物生长的主要机理：
 - 1.水分胁迫使养分的组织浓度下降（图7-4）。
 - 2.添加养分比增加水更能促进某些沙漠一年生植物的生长。

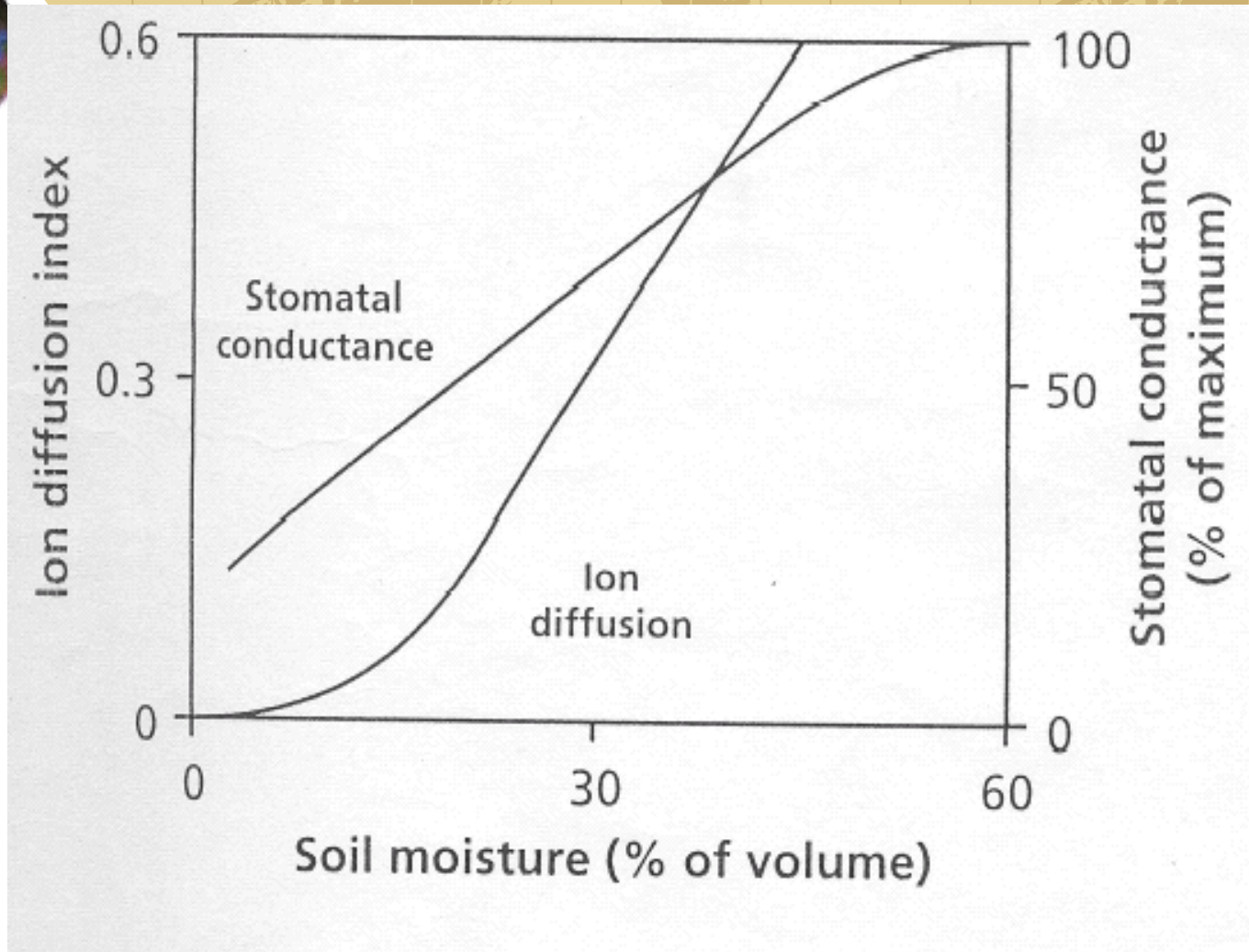


图7-3 生长在沙质壤土上的Nerium oleander离子扩散速率和叶片水分传导与土壤含水量的关系

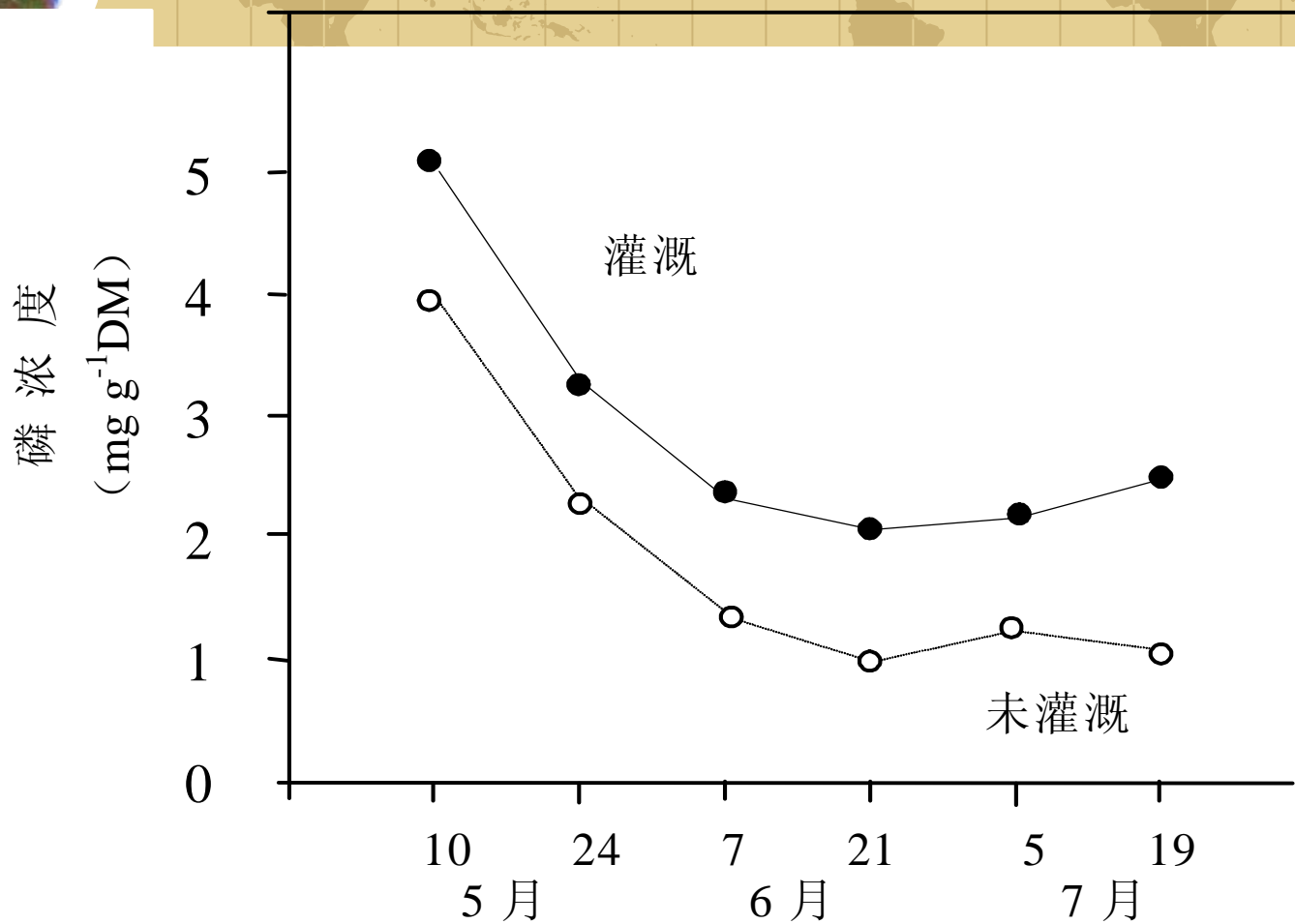
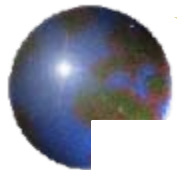
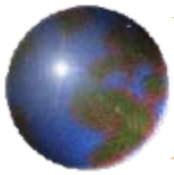


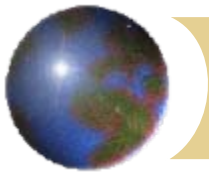
图 7-4.灌溉与未灌溉条件时大麦根尖部位的磷浓度



2.2 决定养分获取的根系特性

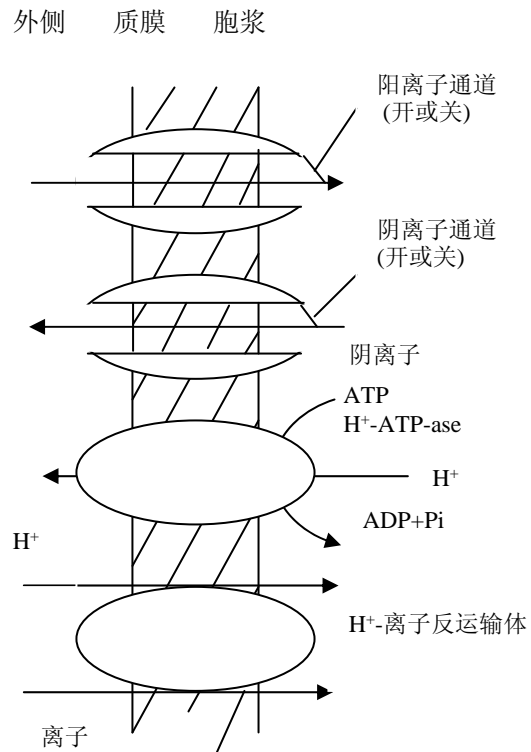
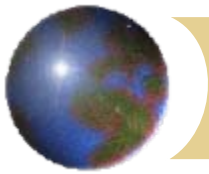
2.2.1 根吸收表面

- 养分供应不足，根系的相对大小即根量比（根系重量与植株总重量之比）增加。
- 根毛可扩大有效吸收的根表面积（表7-4）。根毛长度在0.2毫米到2毫米之间，依植物不同而异。硝酸盐或磷酸盐供应减少使根毛长度增加0.1到0.8毫米，根毛使根系能利用更大的土壤接触面，使磷酸盐吸收能力提高3--4倍。
- 根毛对吸收扩散缓慢的离子影响最大。与根毛很少或只有短根毛的种类相比较，当磷酸盐缺乏时，长有大量长根毛的植物产量相对较高。




2.2.2 运输蛋白：离子通道与载体

- 根系通过顺电势梯度的扩散或逆电势的主动运输进行养分跨膜运输。电势梯度主要由质子泵-ATP酶对质子的排出产生的。ATP酶把 H^+ 从胞质中泵到质膜外侧，从而产生80mV到150mV不等的跨膜电势（内负）。
- 一般，通道蛋白和载体对离子具有专一性，但偶而结构相似的离子也能通过这些运输蛋白进入细胞。这可能就是导致一些重金属和铝进入根系的主要原因。
- 通道蛋白还参与离子输出，或对养分输出也有作用，这可能与养分输入的机理类似。从盐土中吸收钠离子是顺电势梯度发生的，钠离子由需能载体排出。
- 所有阴离子，有时还有一些阳离子，从根际跨膜进入胞质的运输是逆电势梯度的。这种运输必然需要一个活性成分（即需要代谢能）。



跨膜离子运输

膜势为负。阳离子经阳离子通道顺电化学势梯度进入膜内；
阴离子经阴离子通道顺电化学势流出膜外。



2.2.3 吸收动力学的适应与调节

(1) 对养分供应的反应

- 根系对养分的吸收随着养分供应而增加，达到某一最大吸收率时则达到稳定状态（图），与光合作用中 CO_2 或光的饱和曲线相似。如果养分吸收不受养分扩散的限制，其吸收曲线形如溶液中的酶作用曲线（**Michaelis-Menten kinetics**，米氏动力学）。最大输入速度（ **I_{\max}** ）大体可通过质膜上运输蛋白的数量或特定活力来测定； **K_m** 用来描述运输蛋白对离子的亲和性。
- 对于许多养分，根系既具有 **I_{\max}** 值低而亲和性高的吸收系统，它在外部浓度低时发挥主要功能，也具有 **I_{\max}** 值高而亲和性低的吸收系统，它在外部浓度低时作用弱。高亲和性系统大多是由载体调节的，而低亲和性系统则反映通道的活性，如 K^+ 的吸收。

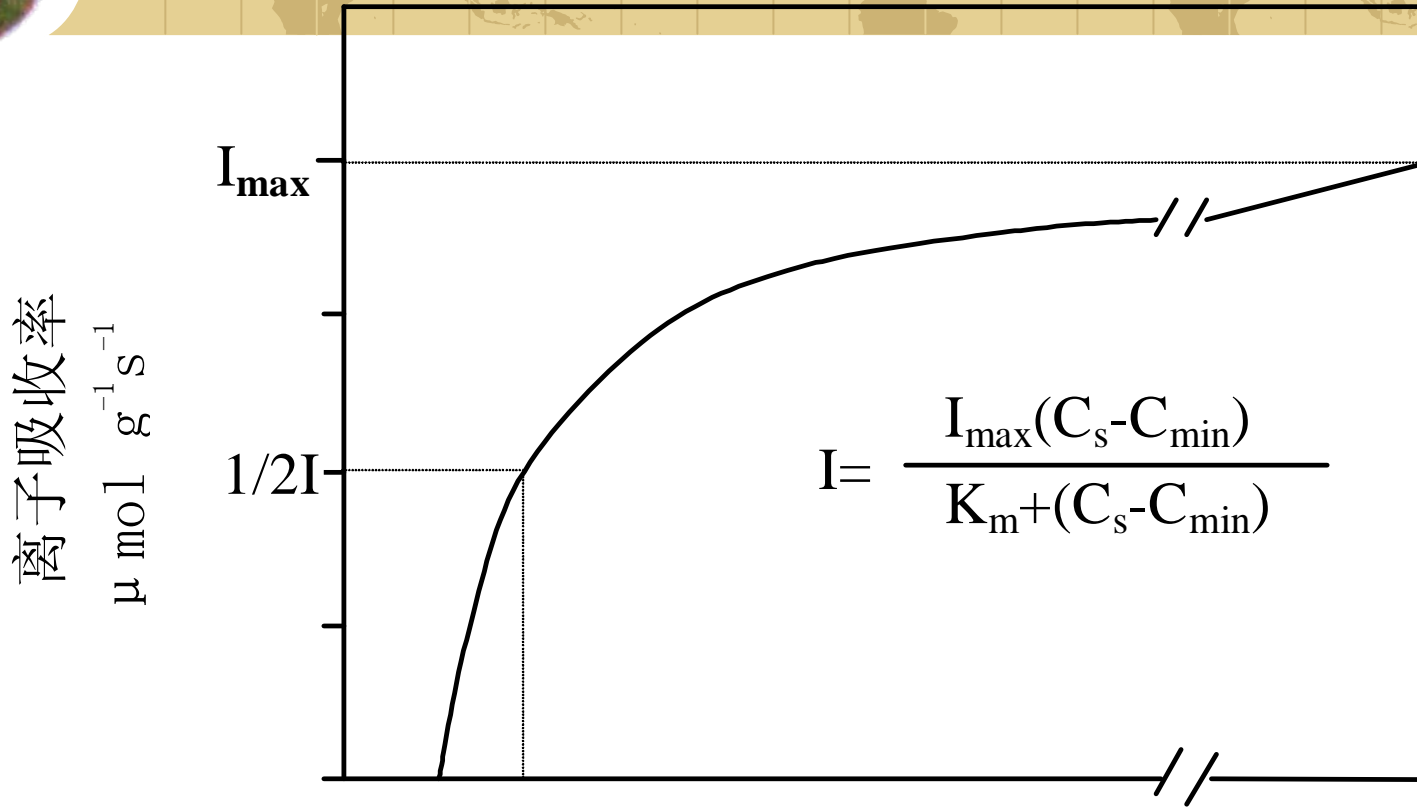
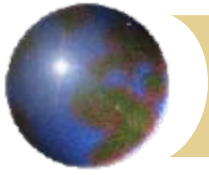
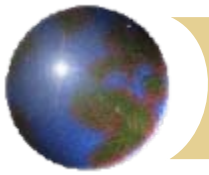


图7-6A. 离子吸收率(净内流=1)与外部浓度(C_s)之间的关系



- 养分不足时，植物往往表现出补偿性反应： I_{max} 增加，有时诱导产生亲和性高的运输系统。例如，氮供应短缺时，植物表现出很大的硝酸根和铵的吸收潜能；当受钾或硫限制时，植物则表现出有很高的钾或硫吸收潜能（表7-5）。
- 磷、氮、钾短缺时， I_{max} 值的补偿性增加通常在2到15天内发生：氮限制会增强吸收氮的能力，但它降低对其它非限制性养分的吸收能力（表7-5）。 K^+ 高亲和性的系统出现特别强烈，并且仅在一个小时之内就发生。补偿性反应广泛存在于不同的植物类群之中。
- 调控植物吸收系统的意义在于：当根表限制性养分浓度降低时，它能增加浓度梯度和增强限制性养分从土块向根表扩散。



表 7-5.某种养分或水分缺乏时,低光照对最大养分吸收率*
的影响

因子	离子吸收	胁迫植物的吸收率(对照的%)
氮	氨盐	209
	硝酸盐	206
	磷酸盐	56
	硫酸盐	56
磷	磷酸盐	400
	硝酸盐	35
	硫酸盐	70
硫	硫酸盐	895
	硝酸盐	69
	磷酸盐	32
水	磷酸盐	13
	硝酸盐	73



(2) 对养分需求的反应



- 任何促进植物养分需求的因子均能增加 I_{max} 值。
- 吸收硝酸根离子的调控系统，涉及到根系自身氮的浓度以及由根尖通过韧皮部传输来的信号。来自韧皮部的信号很可能包括低浓度的氨基酸和（或）有机酸浓度的增加。
- 在磷、钾或硫的需求效应实验中，已表明需求效应可以通过一段时间的饥饿实验来模拟。在缺乏任何一种内部离子时，质膜上运输蛋白数量就会增加

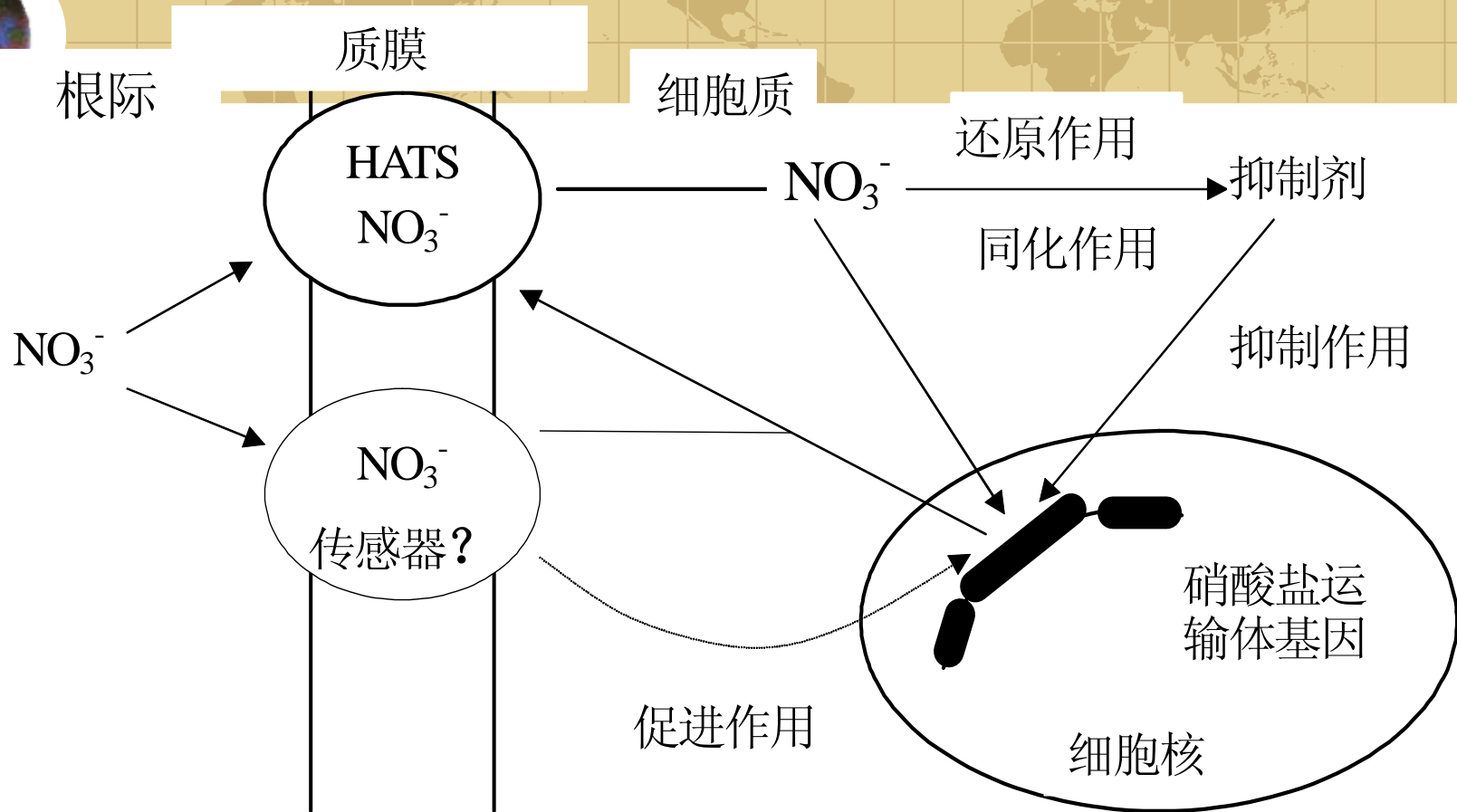
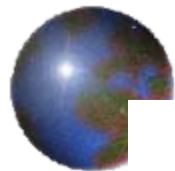
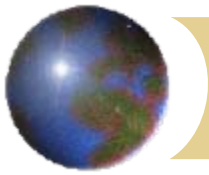


图7-7.硝酸盐对诱导性高亲和硝酸盐吸收系统（HATS）的调节

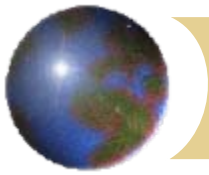


- 有两种诱导吸收系统，其他许多离子也是如此：高亲和性运输系统（HATS）和低亲和性运输系统（LATS）。
- 高亲和性运输系统包括一种构成性组分和一种诱导性组分；
- 低亲和性吸收系统仅在外部硝酸根离子大大高于通常土壤中的数值时才起作用，它不是被动的吸收系统，因为运输是逆电势梯度的。
- 构成性系统可能是硝酸根离子敏感型系统，因为它与束缚于质膜上的硝酸还原酶相关连。构成性系统与其相关连的硝酸还原酶协调作用产生中间产物，而中间产物又诱导产生高亲和性系统和胞质硝酸还原酶。
- 构成性和诱导性系统均是载体调节的质子反向运输系统，吸收一个硝酸根离子需同时带入两个质子。



3) 对其他环境和生物因子的反应

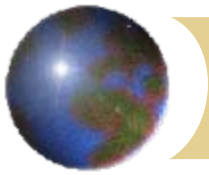
- 水分胁迫降低根对养分的吸收能力，从而减缓植物生长和降低植物对养分的需求。适应干旱环境的植物具有典型的相对较低的生长率及由此产生的低养分吸收能力。养分吸收动力学的光照效应与养分的供应有关。养分供应充足，低光效降低养分吸收)。相比较而言，受养分限制的植物对光效的反应不很强烈。
- 低温直接减少植物对养分的吸收。植物通过驯化增强养分吸收能力，以补偿低温对养分吸收的抑制。



2.4 氮的获取



- 氮的吸收形态：硝酸根离子、铵和氨基酸。
- 氮同化需要耗费大量的碳：硝酸根离子必须被还原为铵，而铵在被用于生物合成前又必须与碳骨架结合。同化所耗费的碳：硝酸根》铵>氨基酸。
- 硝酸根可在根部，也可转运到叶片在光下被还原。还原的第一步是被硝酸还原酶催化。硝酸还原酶是一个诱导酶；硝酸根可诱导编码硝酸还原酶的基因转录。这种蛋白是短命的，几个小时后即被降解。另外，酶的活性受磷酸化作用控制。同化硝酸根是很耗能的，因为还原硝酸根的代价很大。
- 铵对植物细胞有害，因而必须迅速被同化成氨基酸。
- 硝酸还原酶的活性分布与韧皮部汁液中硝酸根的缺乏或存在有以下一些生态模式：
 - 1. 所有植物类型在硝酸根供应增加时，根尖被还原的硝酸根比例减小，表明根系统还原硝酸根的能力有限。
 - 2. 供应硝酸根时，温带多年生植物和一年生豆类在根部还原大部分硝酸根。
 - 3. 硝酸根供应不足时，温带非豆类一年生植物在根部还原的硝酸根比例在种类之间变化相当大。
 - 4. 热带和亚热带植物，根尖还原相当一部分硝酸根，因为在热带生态系统中氮通常不太受限制，较高的气温有利于硝化作用。
- 植物优先吸收的氮形态取决于土壤中各种形态氮的有效性。



2.5磷的获取

- 从土壤中获得足量的磷有许多特点：一些针对磷（如根磷酸化酶）；另一些（如根毛和根量比）促进所有离子，但对磷酸根最为关键，因为土壤中磷酸根离子的扩散系数较低。还有，与真菌的特殊关系，菌根扩大磷酸根的吸收表面。



(1) 植物能利用有机磷酸化合物

- 农业土壤中，30-70%的磷酸根以有机态出现；在养分贫瘠的草地和森林土壤中，则可能达80-95%。
- 羽扇豆除了利用无机磷，还能通过土壤中磷酸酶的活性利用纤维醇磷酸，RNA和甘油磷酸。根分泌磷酸酶可提供另一种磷源：这些酶水解含有机磷的复合物，释放无机磷以便让根吸收。根也能分泌有机物质，作为微生物产生的酶的替代物水解有机磷。据测定，苜蓿根表的有机磷浓度下降65%，小麦达86%。

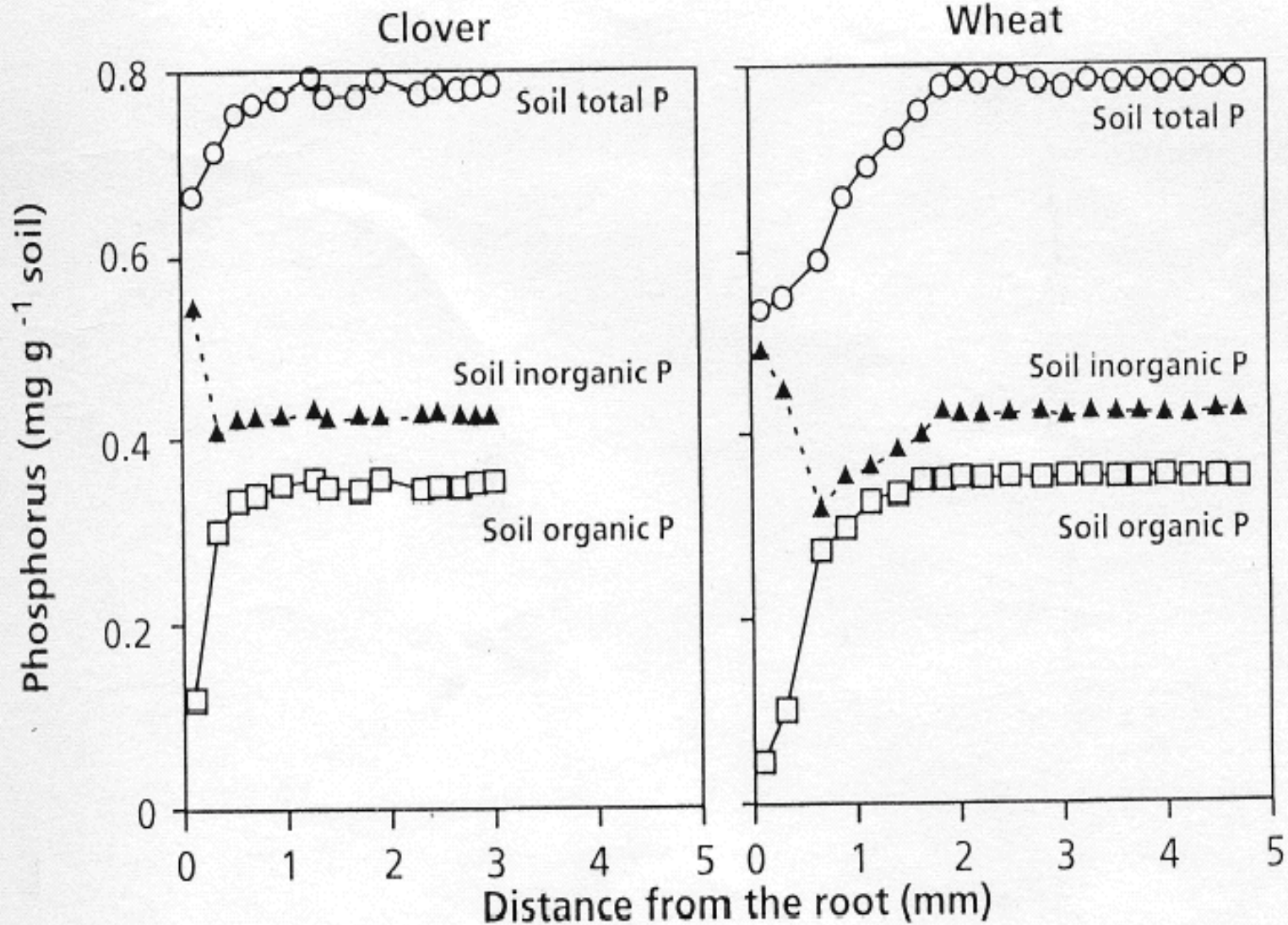


图7-11 生长在粉质壤土上的三叶草(株龄10天)和小麦(株龄10天)根际全磷、无机磷和有机磷的分布



(2) 可溶性磷酸盐化合物的释放

- 有效磷含量低的土壤上，植物可分泌酸性螯合物（如柠檬酸、苹果酸和植烷酸）。
- 酸化能提高磷酸盐在碱性土中的溶解度。螯合物束缚阳离子，这样就从难溶性无机底物中释放出磷酸盐。
- 柠檬酸从磷酸钙复合物中释放出磷酸根，而结合有还原性酚类的羟苯基酒石酸磷酸盐复合物，释放磷酸盐的效率更高。
- 许多山龙眼科植物具有很明显的分泌有机酸的能力，有山龙眼根系，但不形成菌根。由于这种结构首先在山龙眼科属中发现，因此命名为山龙眼根。
- 簇根在山龙眼科植物中很普遍；也在桦木科，木麻黄科，莎草科，蝶形花科，含羞草科，桑科，杨梅科，蝴蝶科和帚灯草科等植物中出现。

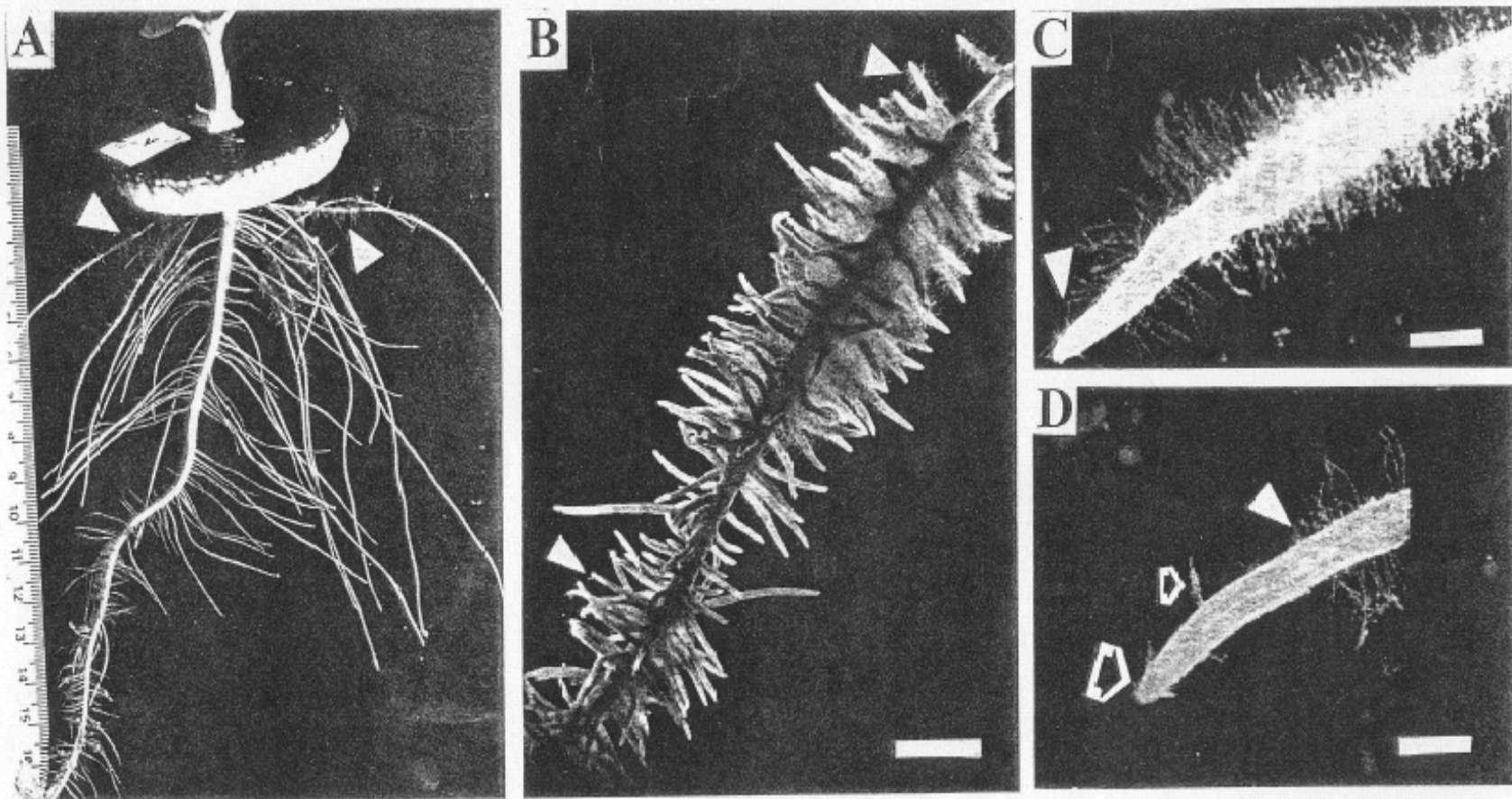


图7-12 山龙眼根或簇根形态图。A，溶液培养条件下的白羽扇豆的山龙眼根；B，部分山龙眼根节段的放大图；C，B图中较老山龙眼根的小根放大图；D，B图中幼嫩山龙眼根的小根放大图



难溶性磷源中释放无机磷可使周围植物受益。

表 7-6. 根系隔离和混杂两种方式的混合盆栽 58 天后，小麦与 *Lupinus albus* 的根尖干物重

P 供应	根系	根尖干物重 (g)		
		小麦	Lupin	总和
无额外磷	分隔	20	33	54
酸盐供应	混合	38	29	66
供应岩石	分隔	24	27	51
性磷酸盐	混合	40	25	64

额外磷酸盐为极难溶的岩石性磷酸盐。



2.6根际化学变化

表 7-7. pH 降低时，多种植物微养分以及致毒元素的有效性和有效性变化的原因。

微量元素	PH 值降低对植物微养分有效性的影响	影响原因
铝	增加	增加溶解度
硼	增加	解吸附
钙	增加	
铜	无影响	
铁	增加	还原，提高溶解度
镁	增加	解吸附，还原
钼	增加	吸附
锌	增加	解吸附



(1) 根际pH值的变化

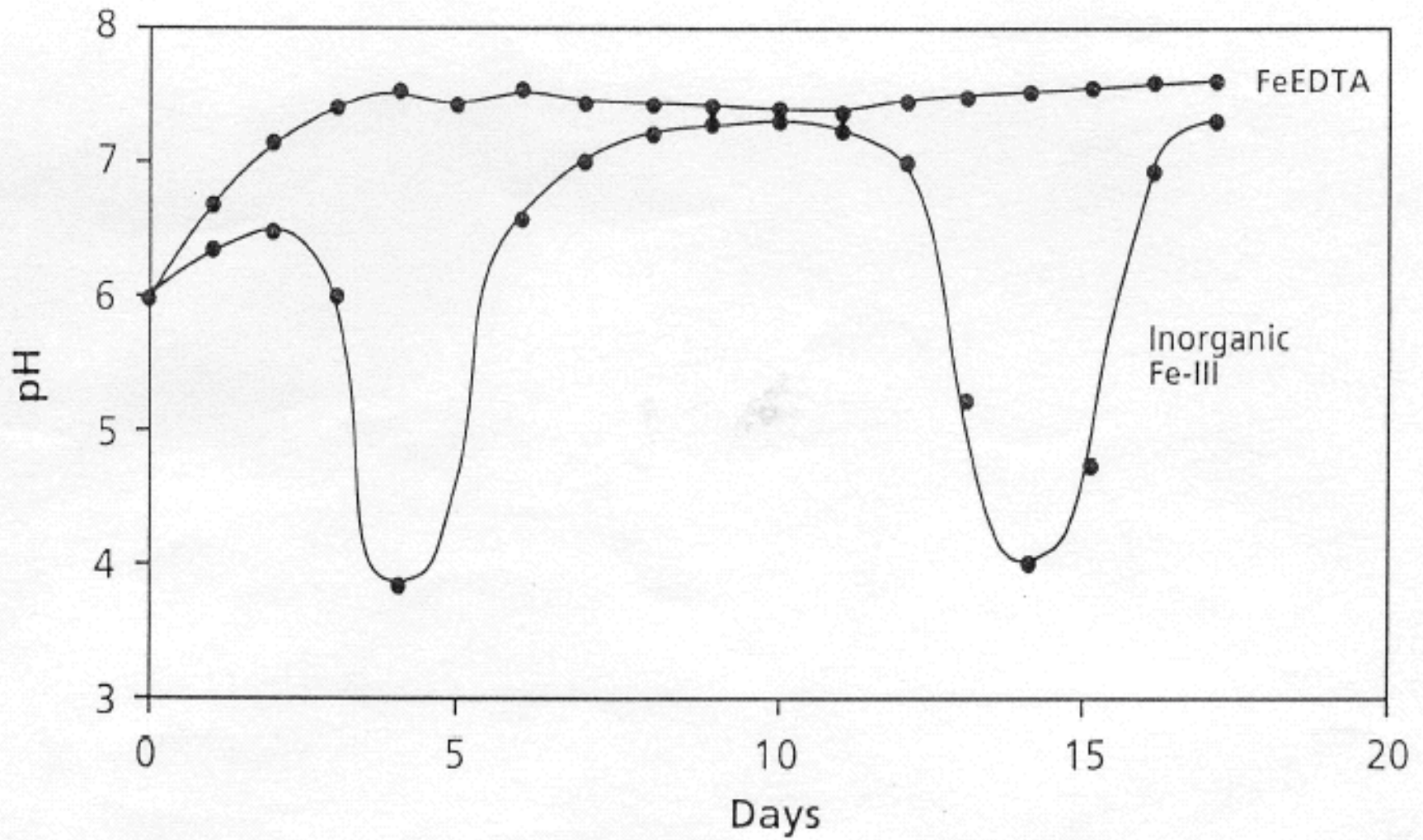


- 植物利用的氮源影响根际pH值，氮既可以阳离子（铵）也可以阴离子（硝酸根离子）的形式被吸收。根系必须保持电中性，因而当植物吸收的阳离子比阴离子多，且铵作为主要氮源时，就会比以硝酸根离子作为主要氮源时释放更多的质子（降低pH值）。否则，pH值会升高。
- 根际pH值下降的另一个原因是，当铵作为氮源时，每一个N分解成氨基酸就有一个H⁺产生。由于铵只能在根部吸收，而硝酸根既能在根部也能在叶部吸收，所以以铵为氮源所释放的H⁺也最多。当大气硝酸根作为豆类或固氮系统唯一的氮源时，pH值也会小幅下降。以铵为氮源的pH值下降是NH₄⁺与H⁺交换的结果。以硝酸根为氮源的pH值提高与氢氧根离子的产生有关，硝酸根还原依据以下方程式：
$$\text{NO}_3^- + 8\text{e}^- + 1.5\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{NH}_3 + 3\text{OH}^-$$
- 从长远上看，使用铵肥会引起很多农业问题，如根际和土粒的pH值下降。



根际pH变化的原因

- 植物分泌有机酸而强烈地降低根际pH值。在钙质土壤中，这种酸分泌可以使土粒pH值降低。这种情况在具有簇根的植物中相当显著。白羽扇豆簇根的根际土壤淋洗液中，溶解的 MnO_2 是土粒淋洗液的10倍之多。它们溶解的 Fe^{3+} 是油菜根际土壤的100倍。
- 缺乏某些养分会引起植物根际pH值的降低。 Fe 供应不足时，太阳花根际溶液的pH值从大约为7降低至4（图）。类似的反应在对缺 Fe 不大敏感的玉米和蚕豆基因型中也有发现。
- Zn 缺乏也会引起根际pH值降低。通过有机酸调节的铁离子的溶解，对提高根际 Fe 复合物的浓度起着重要作用，特别当铁离子以 $Fe(OH)_3$ 的形态出现时，当以 Fe 氧化物(Fe_2O_3 和 Fe_3O_4)的形态出现时，这种作用要小些。
- 铁缺乏会引起pH值降低，这与质膜上特殊的还原酶活力能提高根表还原铁离子的能力是一致的。能高效利用铁离子的植物通过分泌还原性螯合物（酚类）来溶解和还原 Fe^{3+} ，这相当普遍（图）



向日葵根系环境中的pH变化

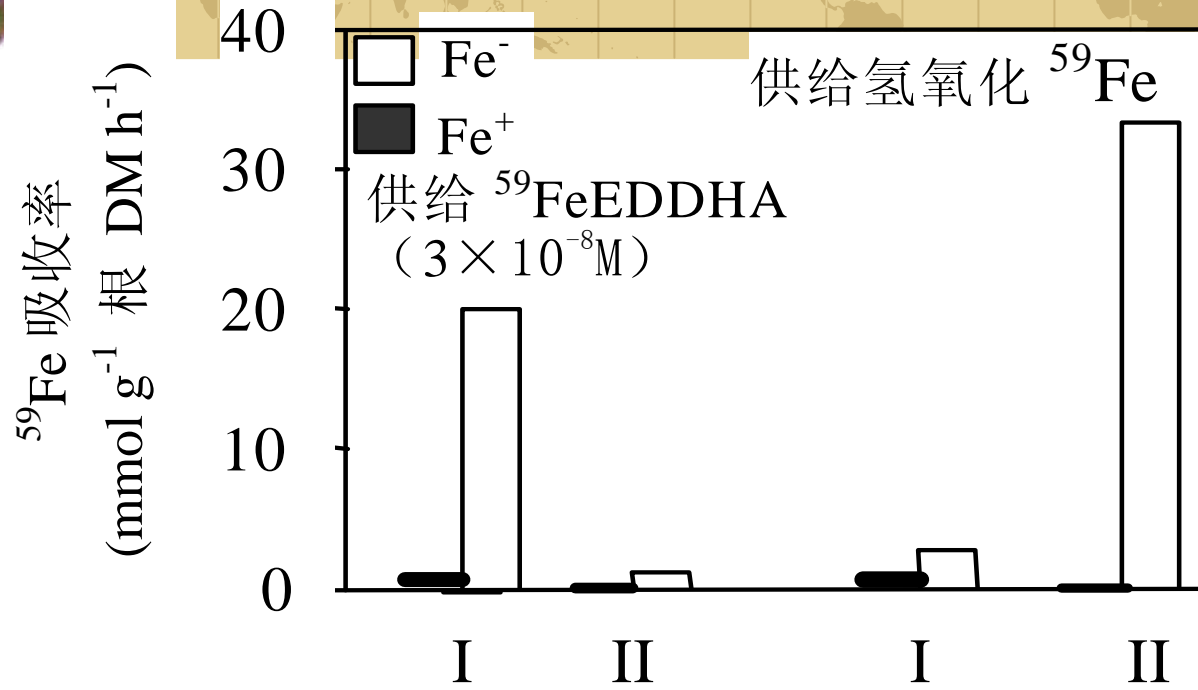
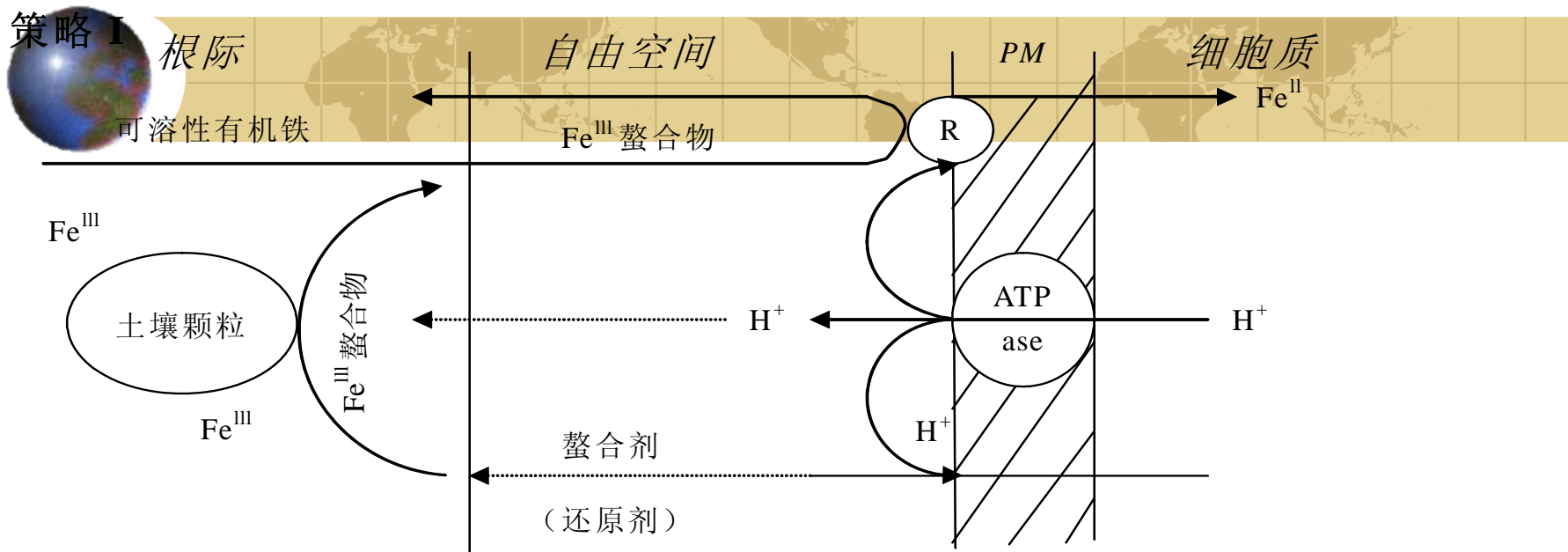


图 15.对植物 Fe 缺乏的反应有两种“策略”。策略 II 局限于草本植物；策略 I 则可在除草本植物以外的单子叶和双子叶植物中存在。植物在有或没有铁离子情况下生长,然后再供给 ⁵⁹FeEDDHA 或氢氧化铁



(2) 有机螯合物的分泌

- 草本植物能分泌许多种类的螯合物，特别是当铁离子和锌离子供应不足时（图）。这些螯合物原初叫植物铁蛋白（**phytosiderophores**），因为它们对铁离子的获取有重要作用。后来发现当其它金属离子（如锌）供应不足时，这些螯合物也能起重要作用，因而认为用植物金属蛋白（**phytometallophore**）似乎更为合适。铁离子以铁植物铁蛋白螯合物的形态扩散到根表，并以同样的形态被根细胞所吸收。
- 铁缺乏可诱导产生负责吸收铁离子螯合物的系统。植物释放植物铁蛋白的能力与其对铁或锌缺乏的敏感性呈负相关。例如大麦对铁离子缺乏的敏感性比高粱和玉米弱，也就分泌较多的植物铁蛋白。抗缺锌较强的小麦基因型要比敏感性的基因型分泌较多的植物铁蛋白。



策略 II

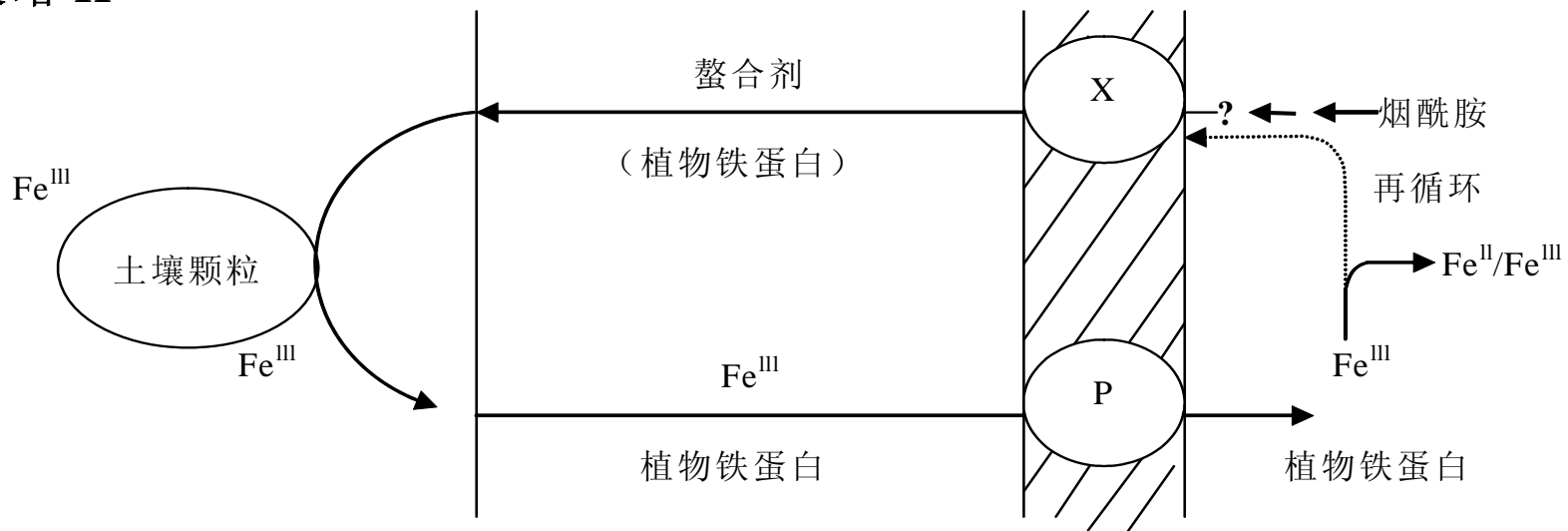
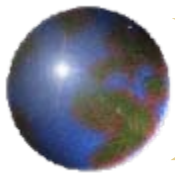


图7-17 南瓜（策略I）和大麦（策略II）铁缺乏对用以吸收铁的还原力的影响



2.7根际矿化

- 根系分泌的有机酸、碳水化合物与氨基酸和从根尖排出的多聚糖总共消耗的碳，不足全部同化碳的15%，但如果磷的有效性较低，这个比例会大幅提高。
- 根分泌物对土壤微生物的活动有重要影响，因为微生物活动常受到碳素的限制。根际微生物，特别是细菌以及以微生物为食的生物，密度及活力远比土粒中的高和强。
- 大气CO₂浓度提高等因素能促进根系分泌，从而提高它们的密度与活力。根系分泌物的作用取决于土壤的肥沃程度。在贫瘠的土壤中，CO₂浓度提高刺激根系的分泌，反而促进根际细菌对氮的固定以及减少植物吸收。而在肥沃的土壤中，细菌更受碳素的限制，CO₂浓度提高会刺激根系分泌而促进氮的矿化以及植物的吸收。
- 分泌作用提高养分供应力的另一机理是刺激变形虫和线虫等细菌掠食者，它们依靠细菌而生存并分泌大量可被植物吸收利用的氮。植被每年吸收的氮是无根的熟土矿化的两倍。



2.8养分丰富区域根系的扩展

- 当植物生长受氮、钾或磷的限制时，根往往在它们有效性相对较高的区域扩展。

根系对局部养分供应的反应即扩展是功能性的。在土壤局部区域施入N15标记的有机物时，小麦单位长度的根在该区域的氮吸收率有很大的提高。在利用局部源的前5天内，植株的氮只有8%来自标记的有机物。7天后，增加至63%，根系大量扩增，但吸收的N相对减少（图7-18）。这表明，区域扩展对从局部腐熟性有机质中获取氮的作用有限。从长远上看，局部氮源引发的根扩增更有利于吸收养分而不单是氮。

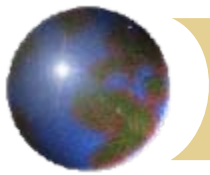
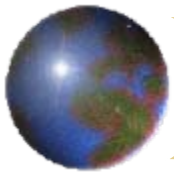


表 7-9.裂根系设计时豌豆根系的生长，裂根系设计即根系分成两部分，分别生长在不同的钵内并从根系达到 24mm 长时开始供以不同的养分浓度。*

养分强度	根系干物重 (mg)			比率 pot1/pot2	根尖干物重 (mg)
	pot1	pot2	总计		
0-50	51	450	501	0.11	8.6
1-50	60	427	487	0.14	847
10-50	142	370	512	0.38	874
25-50	194	269	463	0.72	935
50-50	300	283	583	1.05	1032
10-0	225	61	286	3.77	463
25-0	343	52	395	6.76	670

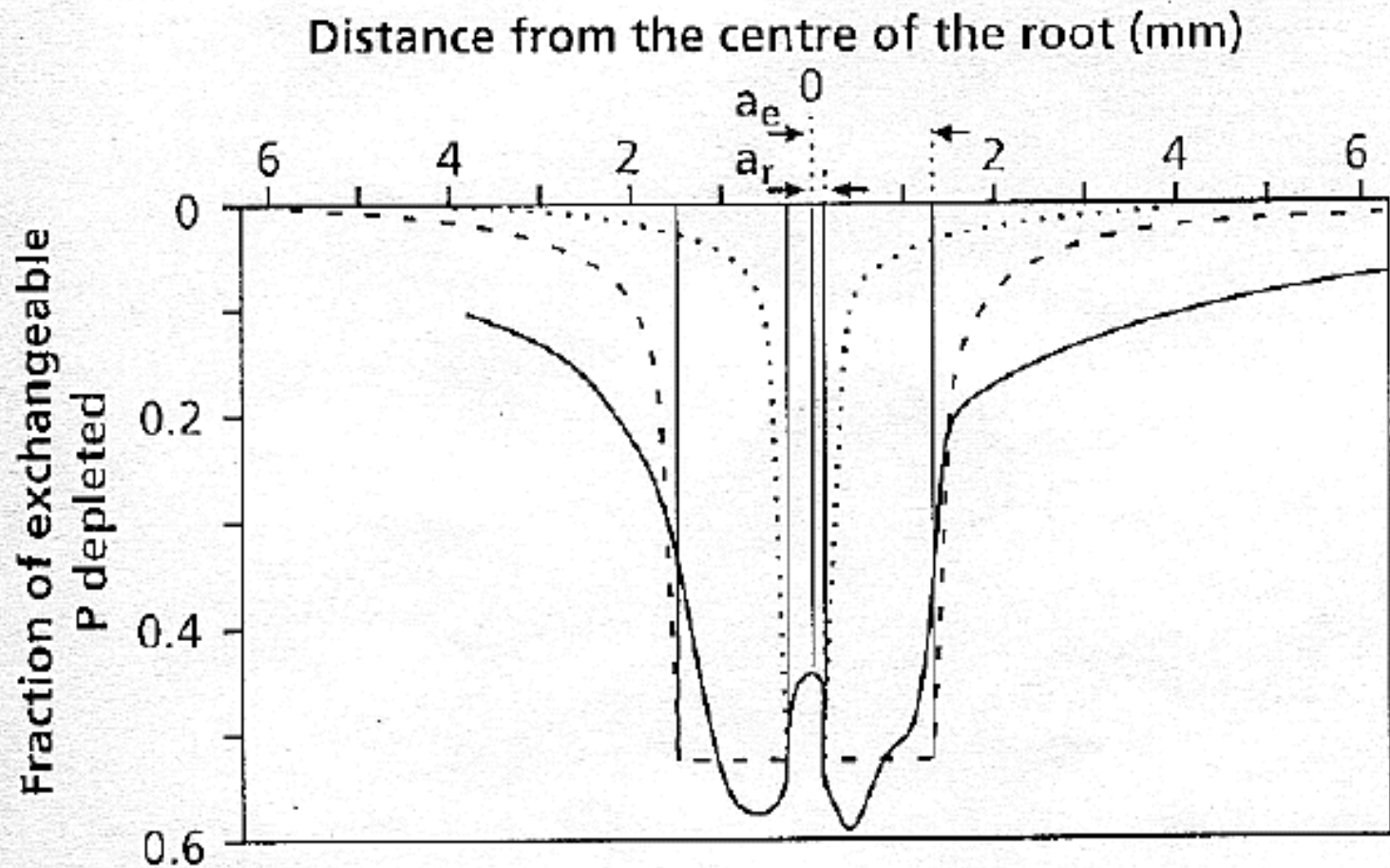
*当根系生长 3 周时收割豌豆。



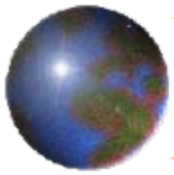
2.3 磷获取有关参数的敏感性分析



- 根毛的重要性：Nye等用实验和数学方法分析了根毛的重要性。他们测定了根毛浓密的油菜根表的磷酸盐（标记）浓度。并按照以下两种假设之一模拟了磷酸盐浓度：
 - （1）根毛不参与磷酸盐吸收；
 - （2）根毛有效地增加了根与土壤的接触面。假设根毛有效的话，模拟数据与实验数据应具有很好的 consistency；而假设根毛不起作用时，就无这种一致性（图）。这一工作证实了早期一些人认为根毛对获取包括磷酸根在内的非移动离子有重要作用的观点。

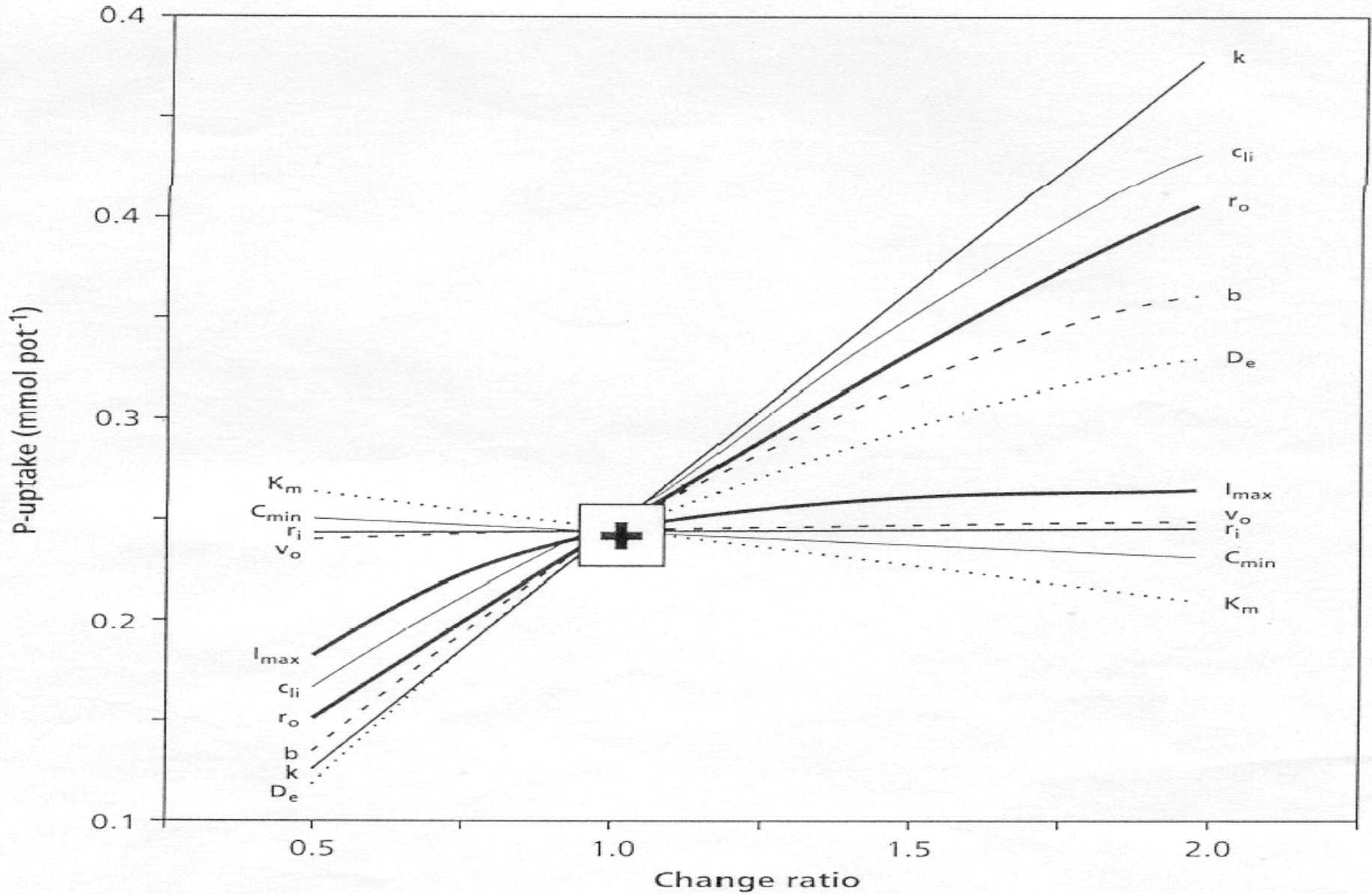


油料种子根附近磷素深度剖面的理论值和计算值。
 计算根据根毛在磷素吸收中无（内层破折线）和有（外层破折线）作用；
 实线系实验所得的测定值。

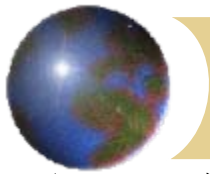


根系特性的重要性

- Barber等分析了蚕豆对磷酸根吸收的敏感性（图20）。模拟结果与实验结果吻合，表明磷酸根的吸收倾向于对根纵向与径向比变化的反应，而没有对吸收系统动力学—— K_m ， I_{max} 和 C_{min} 这些功能变化的反应。扩散系数（ v_0 ）和缓冲力（ b ）等土壤因子降低比升高对磷酸根吸收的影响更大。蒸腾作用对磷酸根吸收率没有任何影响。根系之间的空隙（ r_i ）没有交叠根的竞争；显然，对于磷酸根等相对非移动的养分来说，动力学参数不如根纵向与径向比等根特性重要。这与认为决定养分获取的主要因子是扩散作用而不是吸收动力学这一公论相一致。但对于较可移动的离子，如硝酸根，动力学性能起的作用要大的多。



改变参数值对模拟大豆根系磷吸收速率的影响。 k 为根系伸长速率， C_{ij} 为溶液最初磷浓度； r_0 根系直径； b 土壤缓冲力； D_e 磷在土壤中的缓冲系数； I_{max} 最大磷吸收速率； V_0 蒸腾速率； r_i 根系间的距离； C_{min} 磷吸收时的最低浓度

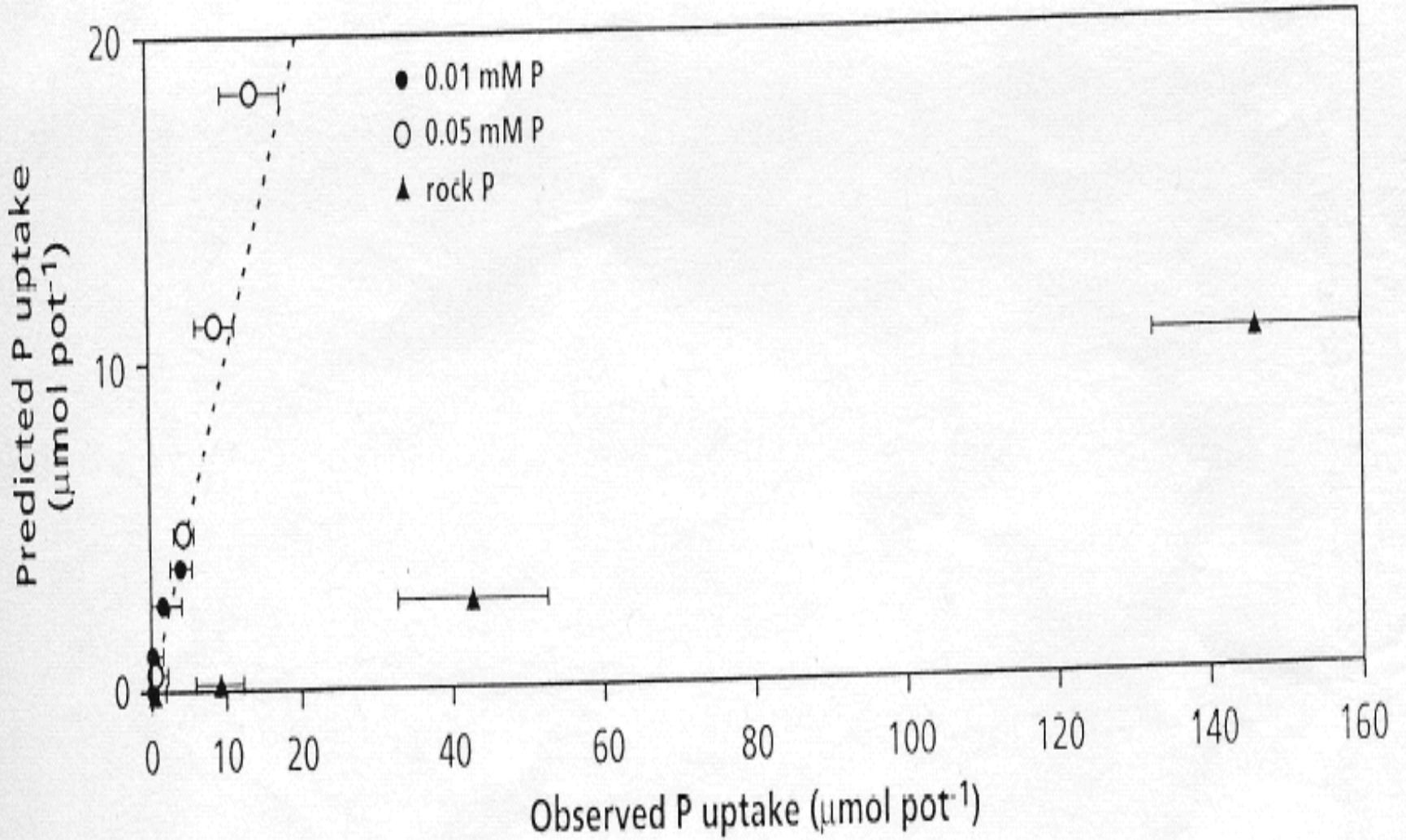


● 假设每株植物最初只有一条根进行垂直生长；A是根系的总面积（m²），n是各试点植株数。各土壤圆柱可被分割成许多同心分室（壳体）。每一分室内土壤溶液的养分浓度变化可由以下方程解得：

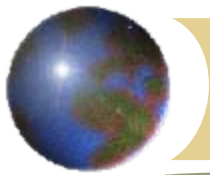
$$\frac{\delta C}{\delta t} = -(1/r) \cdot \frac{\delta}{\delta r} (r \cdot F) + S \quad (4)$$

● S，根系对养分的吸收；初始条件为：t=0，r > r₀（r₀为有效根半径，包括根毛）和C=C_i（土壤溶液起始浓度）。

● 此模型用于比较磷酸盐以有效态供给时P吸收的测定值与预测值，有很好的—致性（图7-21）。用于模拟从难溶性磷酸盐中吸收磷酸盐时，模拟值仅为实验值的6%。



油菜磷观察值与预测值的比较



3 “有毒”或“极端”土壤中养分的获取

3.1 酸性土

- 土壤自然趋于变酸，主要原因有：
 - 1. 风化对矿物质的侵蚀，接着雨水对 K^+ ， Ca^{2+} ，和 Mg^{2+} 等阳离子的淋洗。
 - 2. 土壤中酸的产生（例如，由于 CO_2 水合作用和解离作用，形成有机酸、硫氧化为硫酸和对铵的硝化）。
 - 3. 当阳离子的吸收超过阴离子时，植物诱导酸的产生。
- 另外，土壤也有可能因人类活动而酸化：酸雨中硝酸和硫酸的输入，或使用硫酸铵等酸性肥料。



3.1.1 铝的毒性

- 铝是地壳金属元素中最丰富的，也是所有元素中第三种最多的元素。象所有三价阳离子一样，它对植物有毒害作用。铝在溶液中会水解，结果在低pH值时三价阳离子数量上占优势（图）。
- 许多植物都偏爱特定pH值的土壤。嫌钙植物(“嫌碱”；也称为“嗜酸的”，喜酸)对根环境中高水平的溶解态 Al^{3+} 有抵抗作用。
- 铝的毒害作用发生在质膜或其外面。部分是由于其阻碍质膜上的离子通道而抑制钙和镁的吸收（表）。铝中毒的许多症状与其它离子的缺乏症相类似。这可能是由于对细胞壁同一位点的竞争作用、铝复合物（与磷酸盐结合）的快速沉积，或根伸长受抑制而降低了吸收能力。铝的毒害也引起硼缺乏，但原因还不清楚。

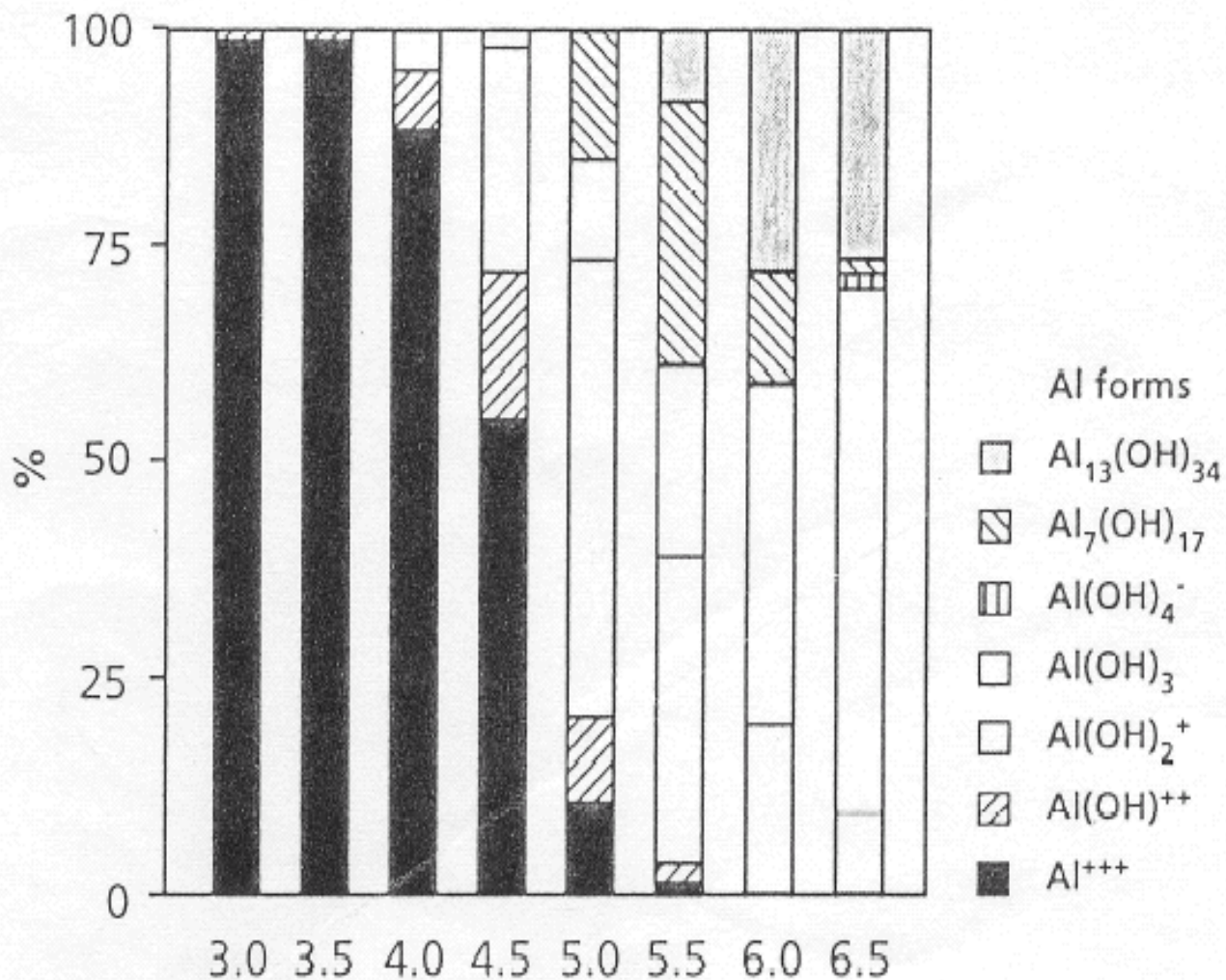


表 7-10. 在三种铝浓度水平 (0、低: 0.4mg l^{-1} 、高: 1.6mg l^{-1}) 和磷浓度水平 (低、中、高: 285、570、1140

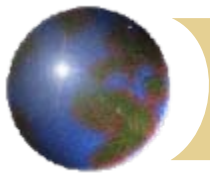
$\mu\text{mol 株}^{-1}$) 下生长35天后, *Sorghumbicolor* 根系及根尖的铝、磷、钙和镁浓度 [$\mu\text{mol g}^{-1}$ (干物质)]

P-水平	Al-水平	根尖				根系			
		Al	P	Ca	Mg	Al	P	Ca	Mg
低	0	—	26	171	69	—	29	28	22
中	0	—	30	151	63	—	34	21	20
高	0	—	38	139	63	—	39	19	23
低	中	1	27	127	36	7 (29)	30	20	16
中	中	1	29	108	37	5 (40)	34	18	16
高	中	1	40	85	36	5 (40)	46	20	19
低	高	1	93	61	23	11 (36)	70	16	14
中	高	1	108	51	21	13 (31)	76	15	15
高	高	1	335	65	25	131 (45)	263	16	16

括号内数值显示在 $0.05\text{M H}_2\text{SO}_4$ 百分率是可变的。

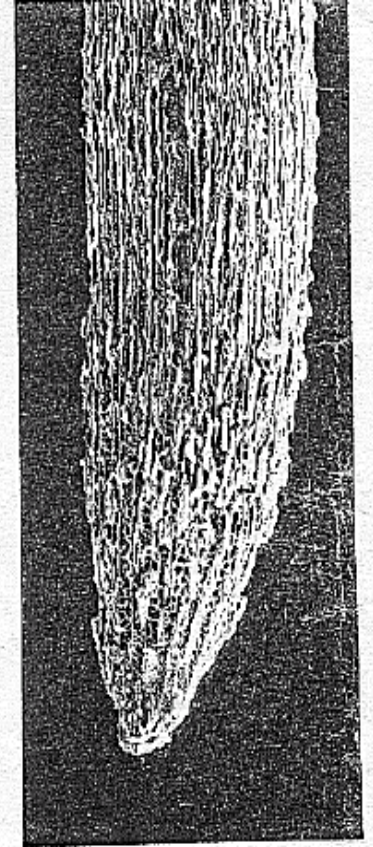
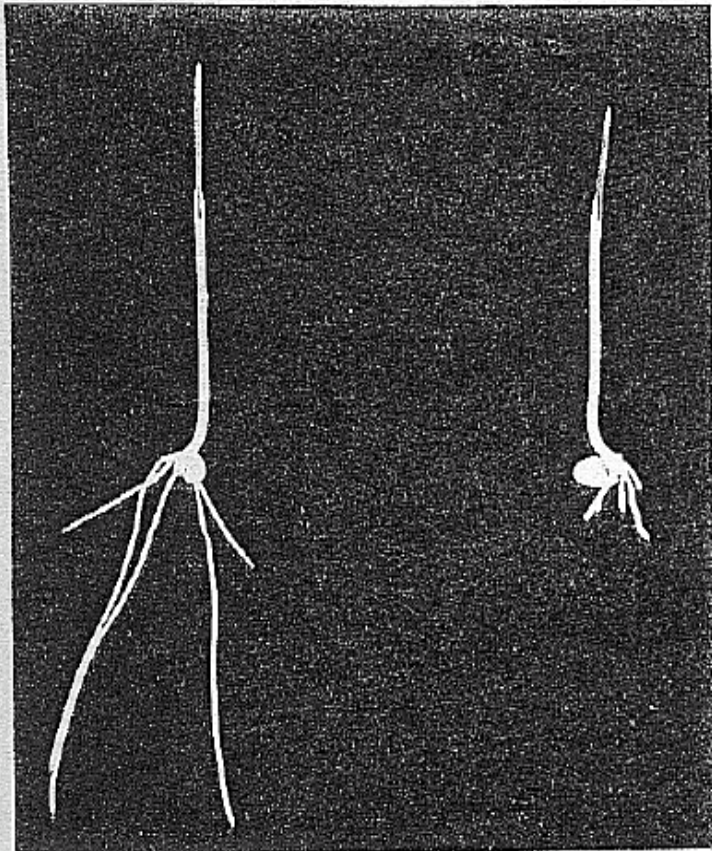
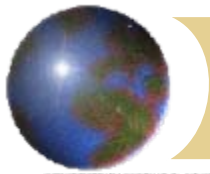


不同pH下各种无机铝的分布情况



铝毒害部位

- 根尖是毒性敏感区域，根伸长受到抑制是铝中毒的主要症状。细胞分裂也受到 Al^{3+} 的抑制；有丝分裂在DNA复制的S期受到阻碍。根尖受到抑制是由于 Al^{3+} 干扰了细胞壁的形成。
- 近来的发现表明铝可能干扰信号传导途径。由于根伸长受到抑制，根细胞变得更短和更宽。受铝为害，根伸长削弱，表现出短而粗（图7-23）。根的大部分暴露于铝，而根尖处没有铝溶液，植物生长就不受影响；另一方面，当仅为根尖暴露铝时，则易见中毒症状，证明根尖是铝毒害的主要作用位点。
- 部分铝可迅速被吸收进入共质体，这很可能是通过本来用来运输镁或铁离子的载体或通过内胞而进入的。在pH中性的细胞胞液质中，铝呈不溶态，束缚于蛋白质和含磷化合物，甚至DNA。铝还能从作用位点替换掉对酶活性起关键作用的钙或镁；对钙调素和细胞骨架的干扰是非常有害的。



两个近等基因系小麦根尖的电子扫描图；

左侧：抗铝（左）和敏感（右）的小麦苗；右侧：抗铝（左）和敏感（右）的小麦根尖。



3.1.2 改善土壤缓解中毒症状

- 铝中毒症状可通过外加镁或钙来缓解。加入磷酸盐也有积极作用，因为不论在根内或根外，它均可沉淀铝。
- 已证实：高分子量的有机酸如腐殖酸具有结合铝的能力。这些物质与铝结合形成的复合物比由某些抗铝植物分泌的柠檬酸及苹果酸与铝结合形成的复合物更稳定。
- 酸性高铝含量的底土中加入硼，能提高紫花苜蓿的扎根深度和促进所有根的生长。



3.1.3 铝的抗性

- 植物对潜在致毒水平的铝的抵抗有多种机制：
 - 1. 根尖排出铝
 - 2. 铝的耐性
- 分泌对铝具有抗性作用。目前，研究显示出根部特别是根尖释放柠檬酸和苹果酸在抗铝上的重要性（图）。高分泌速率与根尖有机酸的高合成速率相一致。柠檬酸和苹果酸的分泌伴随着 K^+ 的外流，根冠分泌的粘液可以长时间地保持高浓度的苹果酸以保护根尖。根尖既分泌苹果酸也分泌磷酸盐的小麦基因型，对铝的抗性要强三倍左右。苹果酸的释放可保护根尖不受铝的毒害作用。
- pH高时，嫌钙植物会表现出缺铁症状，这可能与抗铝机理有关，因为这种机理同样可固定其它离子，包括铁离子。低浓度的铝可刺激嫌钙植物根的生长。在低pH时，铝促进根生长的作用更为明显。这可能与低pH的毒性得到缓解有关。

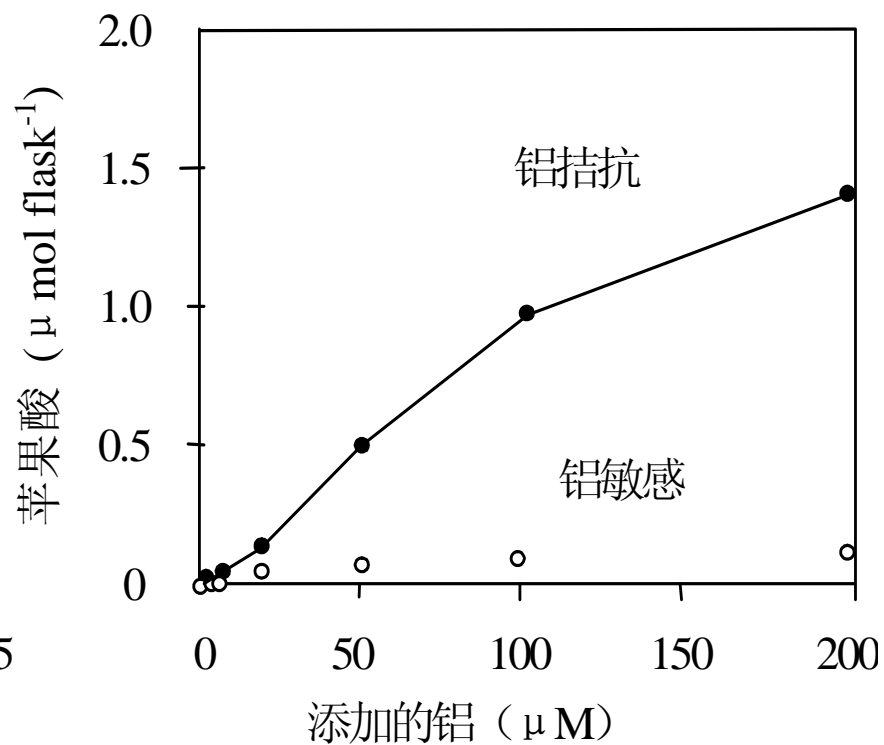
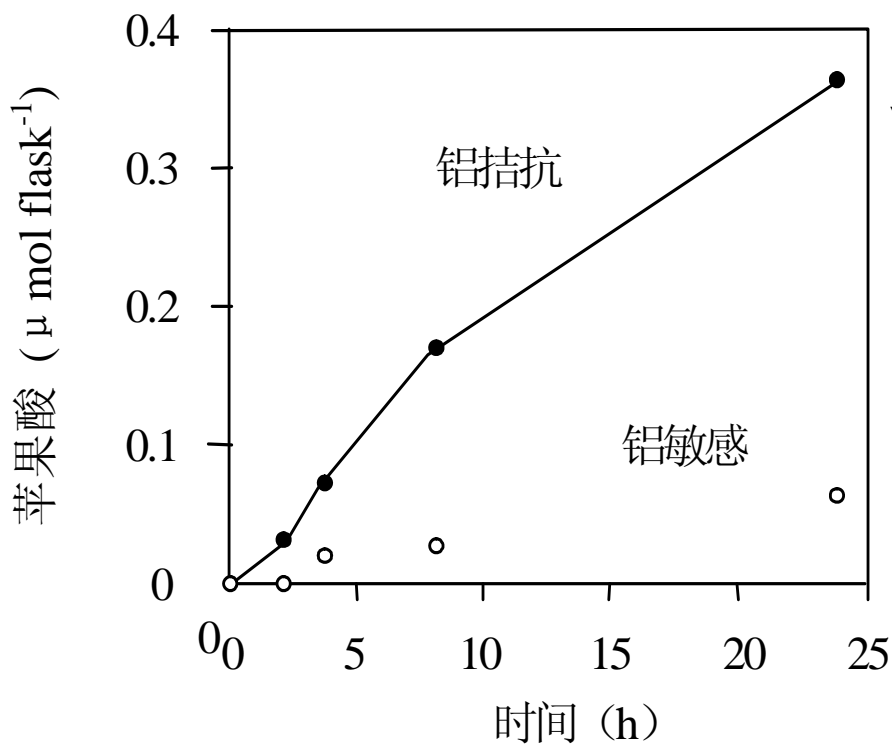
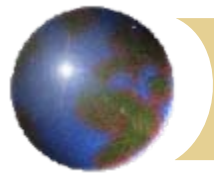


图 7-25. (A) 在含有 $50\mu\text{M Al}$ 的营养液培养的铝拮抗与铝敏感基因型小麦幼苗根系释放苹果酸盐; (B) 营养液中铝浓度对 (A) 中同种基因型释放苹果酸的影响。



3.2 钙质土壤

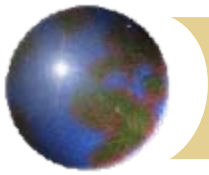
- 嫌钙植物偏爱低pH土，它们溶解石灰岩中磷酸盐和铁离子的能力往往很低，但能抵抗根际高水平的可溶态 Al^{3+} 。在碱性土壤中，难溶态的铁离子和其他痕量元素占优势。缺乏较强的利用这些元素的能力是嫌钙植物不能在这种土壤上生存的原因。另外，嫌钙植物在碱性基质中缺乏获得难溶性磷酸盐的能力。
- 喜钙植物与高pH土壤相关，高浓度钙刺激它们的生长。喜钙植物不能抵抗根际的铝。
- 喜钙植物和嫌钙植物根分泌物的有机酸种类不同（表）。与嫌钙植物相比，喜钙植物分泌较多的草酸和柠檬酸。在相同浓度下，草酸对活化磷酸盐非常有效，而柠檬酸在活化石灰土中的铁离子最为有效。活化铁离子和磷酸盐的能力差异对解释嫌钙植物分布具有重要作用，因为加入的易有效态的磷酸盐或铁离子能提高许多在钙质土上生长的嫌钙植物的生物产量。



表 7-12. 欧洲 9 种避钙植物和 9 种避酸植物根系分泌低分子量多种有机酸的总量，以植物分泌各种酸的克分子百分率计算。

有机酸	分泌量 (% mol)	
	避钙植物	避酸植物
乳酶	36.8	24.6
醋酸	35.3	5.3
甲酸	1.9	0.3
丙酸	1.6	1.3
马来酸	2.9	3.1
酒石酸	1.3	4.5
草酸	17.1	42.0
柠檬酸	1.8	13.7
异柠檬酸	0	3.4
乌头酸	1.3	1.9
总量 ($\mu\text{mol g}^{-1}\text{DM}$)	2.2	2.5

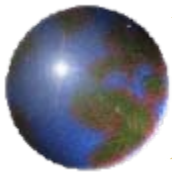
资料来源：Strom et al. 1994.



3.3 重金属含量水平高的土壤

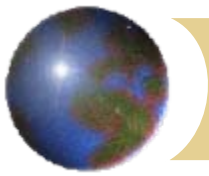
3.3.1 土壤中重金属浓度高的原因

- 土壤中重金属水平高既有地质学上的原因，也有人类活动所致。蛇纹石土壤天然含有高水平的镍、钴和锰，但钙、氮和磷酸盐浓度低。
- 植物群落中具有许多对这种土壤表现特殊适应性的生态类型，人们很早就知道含有某种高水平重金属（如铜）的岩石形成即具有与此相关植物种（嗜金属植物）生长的特征。这些金属超量积累植物体内重金属含量很高。这些抗金属植物已被用作潜在采矿区的指示植物（如在澳大利亚，用鼠鞭草来寻找镍矿）。
- 接近矿井的区域，矿业活动的遗迹使土壤富含重金属，也就出现了抗金属类型（如剪股颖，发草，羊茅）。一些剪股颖基因型甚至在铅含量达1%的土壤中也比在未受污染的土壤中生长地更好。这种基因型通常只抵抗一种金属，除非在这些生态环境中出现有多种重金属。



3.3.2用植物净化污染水和土壤：植物修复

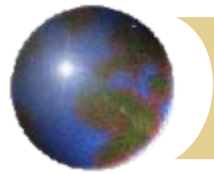
- 一些金属积累型植物已被用来去除污染水中的重金属（如水葫芦）：植物修复。这类植物要求生物产量高以及积累金属达到可萃取的高水平。
- 印度芥菜体内也可积累高水平的镉。食用这类植物可引起人类的健康问题。积累了污染土中的重金属后，这种植物必须进行适当处理或管理。



3.3.3 重金属对植物的毒害作用

● 金属毒害的生物化学基础尚不明了。镉、铜和汞影响蛋白的磺酰基，从而钝化蛋白质。能起氧化还原作用的金属如铜，过量供应可导致氧化还原作用失控，引起有毒的自由基形成。自由基导致脂质过氧化和膜渗漏。其它重金属可以取代活性阳离子而钝化一些重要的酶。例如，锌代替Rubisco中的镁，降低了该酶活性，从而降低光合作用。象锌一样，镉也影响光合作用。荧光法显示，先是卡尔文循环这个重要过程受到影响，接着引起光合系统II的功能下降。镉甚至会影响抗镉植物如芥属(芸香科)植物的矿质组成：降低叶片Mn、Cu及叶绿素的浓度。

● 重金属的主要影响多数出现在根部，表现为根伸长减弱。通过测定金属对根伸长的影响可定量评估植物对金属的抗性。根干物质增加受到的影响往往比根长增加受到的影响要小，根受影响产生“粗短”根。



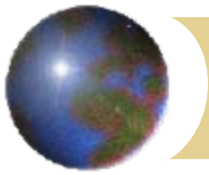
3.3.4 重金属耐性机制

- 1.金属的外泌：
 - 一些微有机体分泌有机化合物使细胞外重金属迅速沉淀。
 - 高等植物通过快速沉积外泌金属，结果羟基化离子被分泌到根际。
 - 化学转化（例如，在淹土中还原态锰的氧化）；
 - 与细胞壁结合。
- 2.分室作用
 - 储存在液泡和胞间空间；
 - 表皮细胞也能储存金属；
 - 钙、镁和铅往往在叶片毛状体（叶毛）中积累



3.4 盐土

- 盐土中高浓度 Na^+ ， Cl^- ， Mg^{2+} 和 SO_4^{2-} -离子抑制了植物生长。
- 全世界大约有**38**亿公顷潜在的土地可以用于农业生产，但产量受到盐分的严重制约。这些土壤主要分布在那些蒸发量超过降雨的地区。由于灌溉和排水措施的落后及灌溉农业不断向高蒸腾量的酸性地带扩张，盐土问题不断加剧。



3.4.1 淡土植物和盐生植物

- 大多数作物表现对盐敏感（淡土植物）。但有例外，如甜菜(*Beta vulgaris*)。
- 在盐土区域，一些植物对它们根环境的盐产生了高盐抗性（盐生植物）。
- 与高盐分相关的问题有以下3个：
 - （1）高盐分与低土壤水势有关，引起水胁迫；
 - （2）特殊离子，特别是 Na^+ 和 Cl^- ，可能具有毒性；
 - （3） NaCl 水平高可引起离子失衡（主要是钙）和导致缺乏症。
- 毒害作用：氯化物抑制硝酸盐的吸收，可能是由于两种离子是经同种载体跨膜运输的；高浓度 Na^+ 可替代根细胞膜上的 Ca^{2+} ，引起 K^+ 从根细胞中泄溢，减少钙的流入量和增加流出量。
- 在 1mM Na^+ 的介质中，淡土植物的根能维持低浓度 Na^+ 。这表明质膜对该离子具有很高的不通透性，或 Na^+ 能被活跃地从根部分泌出去。
- 根细胞质膜的组分影响 Na^+ 和 Cl^- 的进入。葡萄品种的盐抗性与氯化物在质膜脂类中的可溶性相关。膜上含有相对较高量磷脂维生素B的根系阻碍氯化物运输到根尖。增加磷脂会减少氯化物运输到根尖。



3.4.2 根系盐的外泌

淡土植物细胞内 Na^+ 含量低大多是由于需能运输的结果。当外界 NaCl 浓度为 1mM 时，抑制质膜上 H^+ -ATPase活性会增加淡土植物中叶车前对 Na^+ 的净吸收，但减少盐生植物盐生车前的净吸收（表）。在更高的 NaCl 浓度下（ $10, 50\text{mM}$ ），淡土植物的根系持续分泌钠离子，但不可避免会有积累。在 10mM 时，没有发现盐生植物中有ATP酶调节的吸收，在 50mM 时有分泌现象发生。



表 7-18. 淡水车前和盐生车前在 DES (diethylstiboestrol, 一种细胞膜 ATP-ase 抑制剂) 存在与否时对标记性钠的净吸收*。

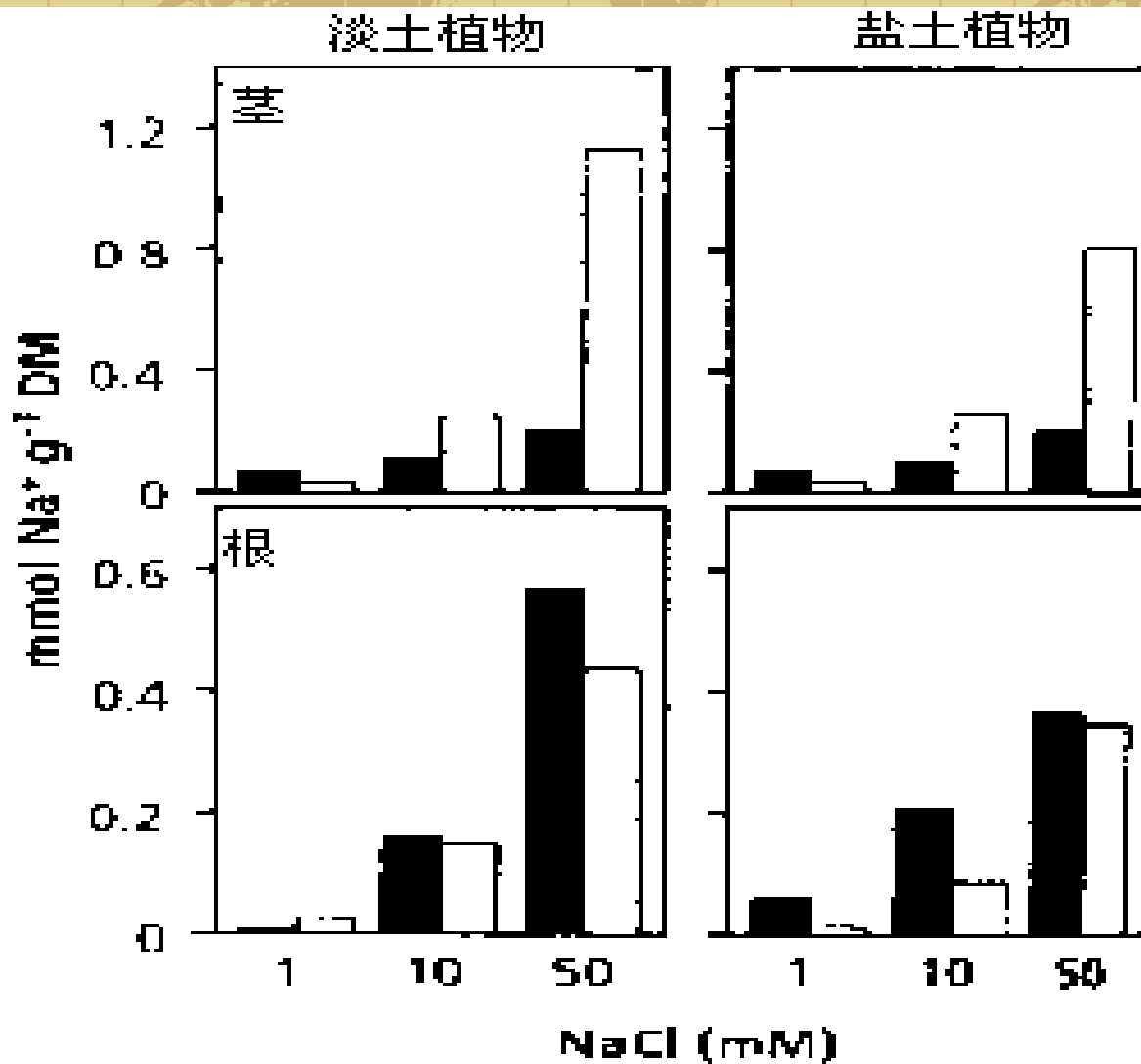
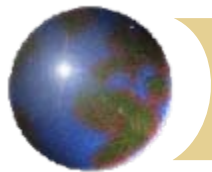
NaCl	淡水车前		盐生车前	
	-DES	+DES	-DES	+DES
1	0.5	2.8	5.9	2.7
10	6.6	27.7	21.6	25.5
50	37.3	12.1	68.1	82.5

*净吸收于营养液中 3 个 NaCl 水平下测定并以 [$\mu\text{mol g}^{-1}$ (干物质)] Hr^{-1} γ (Glu-Cys) 计量。表中醒目打印的数值与相应左侧数值完全不一样。



3.4.3 木质部依赖能量的盐外泌

- 淡土植物和盐生植物依赖ATP的钠外泌均来自木质部。淡土植物叶片能维持低浓度钠，部分是由于根系的分泌作用。这种外泌可能是以周围细胞对木质部的钠重新吸收为基础的。例如，玉米， Na^+ 进入根系幼嫩部分的木质部，却在较为成熟区域的木质部被吸收。对盐生植物盐生车前来说，木质部外泌与淡土植物的相似。
- 使用标记 Na^+ 表明，大豆中渗漏到木质部的盐分能被再次吸收和分泌到根环境中，然而，这在淡土植物中是很少发生的。



原生质膜ATP酶对淡土植物和盐生植物根及茎中标记钠的影响。
黑色柱子表示处理植物。



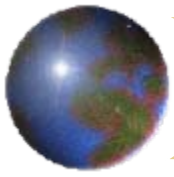
3.4.4 Na⁺从叶片运输到根部和经盐腺体的分泌

- 随蒸腾流运输到茎尖的盐分可经韧皮部再次输送到根。利用标记的Na⁺，表明菜豆有此现象。Na⁺输送到根，接着进行分泌。
- 真正的盐生植物应具有盐腺体。这些腺体能除去大部分经蒸腾流到达茎尖的盐分，特别是当生长在高盐分的环境时（表）。红杉根系向外泌盐是由于氯化物的净吸收、蒸腾率的产生和根环境中氯化物浓度的不同引起的（图）。外泌可能是由于根系活跃分泌所引起，或者与膜的高不透性有关，活跃分泌作用必然引起呼吸能耗。
- 叶片的盐分泌需要称之为盐腺体的特殊结构组织。以滨藜为例，随蒸腾流的盐分经过质膜转运到表皮细胞的细胞液，然后到特殊毛状体表皮层表面气状细胞，接着被泵入泡细胞的液泡（图7-31）。毛状体会完全破裂，盐分沉积在叶表，从而使叶片变白直到被雨水冲涮。盐分还能以浓缩液滴从叶片上掉落的方式泌盐，其作用是由分泌细胞完成的，分泌细胞除了通过质膜与基细胞连接的部位，其余部位被亲脂层包围。在这些分泌细胞中，盐分被泵入微泡，接着微泡与质膜结合，然后盐分被外输到胞外体。

表7-19.在3种盐分水平下两种红杉 (蜡虫果, *Aegiceras corniculatum*; 海榄雌, *Avicennia marina*) 的盐分平衡。

参数	蜡虫果			海榄雌		
生长期时的NaCl浓度	50	250	500	50	250	500
水分利用率 (mg干物重mol ⁻¹ 水)	74	45	41	81	79	92
氯化物净吸收量 (μmol Cl ⁻ mol ⁻¹ 水)						
积累						
根系	16	25	19	44	35	113
茎秆	21	8	2	11	17	28
叶片	26	26	17	34	35	47
总合	63	59	38	89	87	189
分泌	29	86	157	13	64	95
总吸收	91	144	195	102	151	283
根尖盐平衡 (根尖吸收的%)						
Cl ⁻ 积累	62	28	11	77	45	44
Cl ⁻ 分泌	38	72	89	23	55	56

最高水平的盐分浓度与海水的相配。Cl⁻的净吸收表述为吸收和蒸发单位量的水分下的Cl⁻净吸收。



3.4.5 细胞内盐分的区室化和共溶物的积累

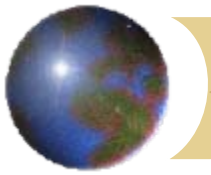
- 抗盐还涉及液泡中潜在毒性离子的区室化和产生无毒共溶物的能力。根际缺乏NaCl时，在盐生车前和龙须海棠等盐生植物中，液泡的区室化由诱导产生的活跃结构取得，但在中叶车前等淡土植物却不能。
- 一些中等抗盐淡土植物（如大麦）也能在叶部积累盐分。X光衍射法显示在叶柄和叶鞘的表皮细胞的液泡中有大量氯化物积累。氯化物还能在叶鞘的叶肉细胞中找到，但即使暴露在NaCl浓度为50mM的根际中4天，叶柄的叶肉细胞中浓度依然保持低水平。



3.5 淹土

- 由于微生物活动，土壤缺氧引起氧化还原势下降。氧化还原势低时，硝酸盐作为去硝化细菌的电子受体，而迅速消失，因而铵成为植物的主要氮源。铁离子和锰离子也类似地被还原。这些还原态更易溶解，对植物也更具毒性。硫酸盐也可作为特殊细菌用作替代型电子受体，产生硫化物，而硫化物是细胞色素氧化酶的抑制剂。因此，许多离子的有效性受到氧化还原势的影响，导致某些养分的短缺和产生具有潜在毒害作用的其它离子。

- 氧化作用很大程度上抑制毒性，接着这些离子可能在氧化还原势高的根际迅速沉积。抗涝植物根际氧化势高是由于有通气组织，它是一个以连接根部的植物空洞部分组成的连续的空间结构。这种通气组织能保证根系呼吸的延续和产生去除根际潜在毒害离子的毒害作用。



● See you next lecture

